



Fakultät Forst-, Geo- und Hydrowissenschaften

Bedeutung von externen Nährstoffeinträgen und pelagischer Nahrungsnetzstruktur für die Sedimentation und Phosphorrücklösung aus den Sedimenten von Seen

Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades
Doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.)

vorgelegt von:

Dipl.-Ing. Anna Rychła

Gutachter:

Prof. Dr. habil. Jürgen Benndorf

Institut für Hydrobiologie, Technische Universität Dresden

Prof. Dr. habil. Brigitte Nixdorf

Lehrstuhl Gewässerschutz, Brandenburgische Technische Universität Cottbus

Tag der mündlichen Prüfung: 08.02.2011



**Diese Arbeit wurde am Leibniz-Institut für
Gewässerökologie und Binnenfischerei (IGB),
in der Abteilung Limnologie Geschichteter
Seen in Neuglobsow angefertigt.**

Inhaltsverzeichnis

Abkürzungsverzeichnis	iii
Tabellenverzeichnis	iv
Abbildungsverzeichnis	vi
1 Einleitung.....	1
2 Material und Methoden	6
2.1 Experimentelles und methodisches Konzept	6
2.2 Aufbau der Freilandversuche.....	8
2.3 Erfassung und Analysen der physikalischen, chemischen und biologischen Messgrößen im Wasser und im Sediment	11
2.4 Laborversuche zum mikrobiellen Abbaupotenzial des sedimentierten Materials	15
2.5 Statistische Datenauswertung	18
3 Ergebnisse.....	19
3.1 Vergleich der Untersuchungsjahre und der Enclosures im Hinblick auf die Temperaturverteilung im Wasser.....	19
3.2 Effekte der Nährstoffe und der Nahrungsnetzstruktur auf biotische und abiotische Kriterien im Epilimnion.....	21
3.2.1 Veränderungen der Phosphorkonzentrationen im Epilimnion.....	21
3.2.2 Entwicklung des Crustaceenplanktons	23
3.2.3 Entwicklung des Phytoplanktons.....	29
3.2.4 Einfluss des Crustaceenplanktons auf das Phytoplankton	34
3.2.5 Einfluss des Crustaceenplanktons auf die Sichttiefen	35
3.3 Auswirkungen der Nahrungsnetzstruktur und der Nährstoffe auf Sedimentationsprozesse.....	37
3.3.1 Sedimentation des partikulären Materials: Einfluss des Crustaceenplanktons	37
3.3.2 Sedimentation und der spezifische Gehalt des organischen Kohlenstoffs: Einfluss des Crustaceenplanktons und der Nährstoffe	39
3.3.3 Bedeutung des Phytoplanktons, der Nährstoffe und der physikalisch-chemischen Prozessen für die Phosphorsedimentation.	43
3.4 Effekte der Nährstoffe und der Nahrungsnetzstruktur auf den mikrobiellen Abbau des sedimentierten Materials.....	48
3.4.1 Einfluss der Quantität und Qualität des sedimentierten organischen Kohlenstoffs auf die Methanakkumulation im Hypolimnion des Sees	48

3.4.2	Bedeutung der Quantität und Qualität des organischen Kohlenstoffs für das mikrobielle Abbaupotenzial des sedimentierten Materials: Ergebnisse der Laborversuche.....	52
3.4.2.1	Einfluss des organischen Kohlenstoffs auf das aerobe Abbaupotenzial des sedimentierten Materials.....	52
3.4.2.2	Phosphorfreisetzung während des aeroben Abbaupotenzials des sedimentierten Materials	53
3.4.2.3	Einfluss des organischen Kohlenstoffs auf das anaerobe Abbaupotenzial des sedimentierten Materials.....	55
3.5	Phosphorhaushalt im Hypolimnion und Sediment des Sees.....	57
3.5.1	Veränderungen der Phosphorkonzentrationen im Hypolimnion	57
3.5.2	Gesamtposphor und Phosphorbindungsformen im Sediment am Ende der thermischen Schichtung	59
3.5.3	Bedeutung des Phosphors im sedimentierten Material für den Phosphorhaushalt im Sediment	62
4	Diskussion.....	65
4.1	Veränderungen der Biomasse und Struktur des Planktons infolge der Nahrungsnetzmanipulation.....	65
4.2	Kohlenstoffmetabolismus im Hypolimnion und Sediment: Indirekte Effekte der Nahrungsnetzstruktur.....	70
4.2.1	Sedimentation von Kohlenstoff	70
4.2.2	Methanakkumulation im Hypolimnion.....	72
4.2.3	Mikrobieller Abbau des sedimentierten Materials.....	75
4.3	Phosphormetabolismus im Hypolimnion und Sediment: Indirekte Effekte der Nahrungsnetzstruktur und der Nährstoffe.....	77
4.3.1	Sedimentation von Phosphor	77
4.3.2	Phosphorgehalte und -Bindungsformen im Sediment	80
4.4	Untersuchung komplexer Prozesse in den Enclosures.....	82
5	Zusammenfassung und Schlussfolgerungen	85
6	Danksagung.....	92
7	Literatur	94
8	Erklärung.....	105

Abkürzungsverzeichnis

BD-TP	P-Bindungsform; reduktiv lösliche an Eisen und Mangan gebundene Phosphate
BSB ₁₀	Biologischer Sauerstoffbedarf in 10 Tagen
CH ₄	Methan
Chla	Chlorophyll a
Chla ₃₀	Chlorophyll a der Fraktion <30 µm
Chla _{ges}	Gesamtchlorophyll a
Epi	Epilimnion
FP	Filtrationspotenzial
HCl-TP	P-Bindungsform; säurelösliche Phosphate (Calcit, Apatit)
Hypo	Hypolimnion
LSD	geringste signifikante Differenz im Post Hoc Test der Varianzanalyse
MBP	Methanbildungspotenzial des sedimentierten Materials
MBR	Methanbildungsrate
NaOH-SRP	P-Bindungsform; basenlösliche an Metaloxide gebundene Phosphate
NaOH-NRP	P-Bindungsform; organisch gebundener Phosphor
NH ₄ Cl-TP	P-Bindungsform; im Porenwasser gelöste und leicht adsorbierte Phosphate
P-BF	P-Bindungsform
PC _{SedMat}	partikulärer Kohlenstoff im sedimentierten Material
POC _{SedMat}	spezifischer Gehalt des organischen Kohlenstoffs im Trockengewicht des sedimentierten Materials
POC-SR	Sedimentationsrate des organischen Kohlenstoffs
Rest-P	P-Bindungsform; refraktärer Phosphor
SRP	gelöster reaktiver Phosphor
SRP ₁₀	gelöster reaktiver Phosphor gemessen nach 10 Inkubationstagen mit BSB ₁₀
TM	Trockenmasse
TM-SR	Sedimentationsrate der Trockenmasse
TN	Gesamtstickstoff
TP	Gesamtphosphor
TP-SR	Sedimentationsrate des Phosphors
TP _{Sed}	Phosphorgehalt im Sediment
TP _{SedMat}	Gesamtphosphor im sedimentierten Material

Tabellenverzeichnis

Tab. 2-1:	Zusammenstellung der Belüftungstermine den Enclosures im Jahr 2005.....	9
Tab. 2-2:	Zusammenstellung der Termine und Mengen von Nährstoffen (in g), die zu den Enclosures während der Experimente zugegeben wurden.....	11
Tab. 2-3:	Bezeichnung und Charakteristik der Phosphorbindungsformen (P-BF) sowie eine kurze Beschreibung des Extraktionsverfahrens nach PSENNER et al. (1984) modifiziert nach HUPFER et al. (1995).	14
Tab. 3-1:	TP- und SRP-Konzentrationen (mg m^{-3}) im Epilimnion der Versuchsvarianten zu den ersten Probenahmeterminen nach der Nährstoffzugabe in den drei Untersuchungsjahren.	21
Tab. 3-2:	Durchschnittliche absolute ($\text{mgP m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) und relative (%) TP-Verluste aus dem Epilimnion der Versuchsvarianten in den drei Untersuchungsjahren. Für die Berechnung wurden Zeiträume ausgewählt, in denen keine Nährstoffzugaben stattfanden und die Nachlieferung des Phosphors aus dem Hypolimnion weitgehend ausgeschlossen war (2005: 7.Jul.-10.Aug.; 2006: 21.Jun.-02.Aug.; 2007: 23.Mai-04.Jul.).....	23
Tab. 3-3:	Mittlerer relativer Anteil des Filtrationspotenzials ausgewählter Gruppen des Crustaceenplanktons (% des gesamten Filtrationspotenzials \pm SD) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre (Mittelwert: 2005: n=6; 2006: n=9; 2007: n=8). Fett markierte Werte zeigen die höchsten Potenziale innerhalb jeder Versuchsvariante und jedes Untersuchungsjahres.	28
Tab. 3-4:	Mittlere prozentuale Anteile (\pm SD) der Chlorophyll a Fraktion < 30 μm am gesamten Chlorophyll a in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.	30
Tab. 3-5:	Mittlere Sichttiefen (\pm SD) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre (2005: n=6; 2006: n=9; 2007: n=8).	36
Tab. 3-6:	Korrelationskoeffizienten nach Pearson zwischen der Sedimentationsraten des partikulären Materials (TM-SR) und des organischen Kohlenstoffs (POC-SR) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre (**** - $p < 0,001$, *** - $p < 0,005$, ** - $p < 0,01$, * $p < 0,05$).	40
Tab. 3-7:	Korrelationskoeffizienten nach Pearson zwischen den Sedimentationsraten von Phosphor (TP-SR) und den des partikulären Materials (TM-SR) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre (**** - $p < 0,0005$, *** - $p < 0,005$, ** - $p < 0,01$, * $p < 0,05$, n.s.-Ergebnis nicht signifikant).	43
Tab. 3-8:	Korrelationskoeffizienten nach Pearson zwischen den Sedimentationsraten von Phosphor (TP-SR) und von organischem Kohlenstoff (POC-SR) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre (**** - $p < 0,0005$, *** - $p < 0,005$, ** - $p < 0,01$, * $p < 0,05$).	43
Tab. 3-9:	Ergebnisse der linearen Regressionsanalyse zwischen den Methankonzentrationen und den $\ln(x+1)$ -transformierten kumulativen Sedimentationen des organischen Kohlenstoffs. Für signifikante Regressionen sind Steigungswerte mit den 95%-Konfidenzintervallen sowie die Regressionskoeffiziente dargestellt.	51
Tab. 3-10:	Mittlere Werte des biologischen Sauerstoffbedarfs des sedimentierten Materials in 10 Tagen (BSB_{10} , $\text{mgO}_2 \text{ mgTM}^{-1}$) aus den Versuchsvarianten der Untersuchungsjahre 2006 (n=6) und 2007 (n=8). In Klammern sind die niedrigsten und die höchsten Werte angegeben.	52

Tab. 3-11:	Mittlere Werte des Methanbildungspotenzials des sedimentierten Materials ($\text{mmolCH}_4 \text{ gTM}^{-1} \text{ d}^{-1}$) aus den Versuchsvarianten der Untersuchungsjahre 2006 (n=7) und 2007 (n=8). In Klammern sind die niedrigsten und die höchsten Werte angegeben.....	55
Tab. 3-12:	Ergebnisse einer linearen Regressionsanalyse zwischen dem Methanbildungspotenzial (MBP) (logarithmisch transformiert) und dem organischen Kohlenstoff im sedimentierten Material ($\text{POC}_{\text{SedMat}}$).....	56
Tab. 3-13:	Absolute ($\text{mgP m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) und relative (%) TP-Zunahmen im Hypolimnion in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre. Werte wurden für die Zeiträume berechnet, in denen keine Nährstoffzugaben ins Epilimnion erfolgten (7. Jul. - 10. Aug. 2005; 21. Jun. - 02. Aug. 2006; 23. Mai - 04. Jul. 2007).	59
Tab. 3-14:	Ergebnisse der Korrelationsanalyse zwischen den TP-Gehalten im Sediment (TP_{Sed}) und den P-Bindungsformen im Sediment: redoxsensitiv (BD-P), organisch (NaOH-NRP), calcitgebunden (HCl-TP) und labil ($\text{NH}_4\text{Cl-TP}$), den epilimnischen TP- und SRP-Konzentrationen (entsprechend TP_{Epi} und SRP_{Epi}) und den TP-Gehalten im sedimentierten Material ($\text{TP}_{\text{SedMat}}$). In die Analyse wurden saisonale Mittelwerte aus den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahren einbezogen (n=12). Folgende Signifikanzniveaus wurden benutzt: * $p<0,05$; ** $p<0,01$; *** $p<0,001$	64

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1-1:	Schematische Darstellung von direkten und indirekten Faktoren, die den internen P-Haushalt im See beeinflussen.....	4
Abb. 2-1:	Schematische Darstellung des Probenahmeplans und der erfassten Kriterien während der Enclosureexperimente (Abkürzungen sind im Text erklärt).	6
Abb. 2-2:	Die Enclosure-Anlage im Dagowsee (Foto: S. Eixler).	8
Abb. 2-3:	Ergebnisse der BSB-Messung von Sestonproben aus den Enclosures (BSB). In Schwarz sind Mittelwerte (n=6) mit den Standardabweichungsbalken; in grün sind die Messfehler, und in rot die Variationskoeffizienten dargestellt.	16
Abb. 2-4:	Verlauf der Konzentrationen von Methan (CH ₄), Sauerstoff (O ₂) und Kohlendioxid (CO ₂) in Flaschen mit dem Seston aus den Enclosures (n=6) während des Vorversuchs zum anaeroben Abbau.....	17
Abb. 3-1:	Verlauf der Temperatur in den drei Untersuchungsjahren dargestellt am Beispiel der -F/+N Variante.....	19
Abb. 3-2:	Verlauf der Temperatur im Epilimnion (A) und in 8 m Tiefe (B) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre. Punkte sind Mittelwerte aus den Enclosures (n=4) mit Standardabweichungen.	20
Abb. 3-3:	Zusammenstellung der Variationskoeffizienten (VK) für die Temperaturmessungen in drei Untersuchungsjahren. Die VK wurden aus den Temperaturmittelwerten und Standardabweichungen jeweils für jede Tiefe und jeden Termin aus allen Enclosures ermittelt (2005: n=90; 2006: n=170, 2007: n=170). Der untere und obere Rand der Box sind das 25/75%-Quartil. Die Whisker sind das 5/95%-Perzentil. Die Sterne (★) sind Werte außerhalb des 5/95%-Perzentil-Bereiches.....	21
Abb. 3-4:	Verlauf der SRP (schraffiert)- und TP-Konzentrationen im Epilimnion der Versuchsvarianten in den drei Untersuchungsjahren. Die roten Pfeile markieren die P-Zugaben während der Experimente (Unterschiedliche Skalierung beachten).....	22
Abb. 3-5:	Saisonaler Verlauf der Biomasse des Crustaceenplanktons in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre. Graue Pfeile markieren den Fischeinsatz in den +F Varianten in den Jahren 2006 und 2007. Im Jahr 2005 waren die Fische bereits in den +F Enclosures vorhanden.....	24
Abb. 3-6:	Verlauf der Biomassen der Zooplanktongruppen in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.....	26
Abb. 3-7:	Verlauf des kalkulierten Filtrationspotenzials (FP) für das gesamte Zooplankton in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.	27
Abb. 3-8:	Saisonaler Verlauf der gesamten Chl a-Konzentration (Chl _{a_{ges}}) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre (unterschiedliche Skalierung beachten).....	29
Abb. 3-9:	Saisonaler Verlauf der Chl a-Konzentration der Fraktion <30 µm (Chl _{a₃₀}) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre (unterschiedliche Skalierung beachten).	30
Abb. 3-10:	Prozentuale Anteile ausgewählter Phytoplanktongruppen im saisonalen Verlauf in der -F/+N (A) und der +F/+N (B) Versuchsvariante im Jahr 2006 an der Gesamtbiomasse des Phytoplanktons.....	32

Abb. 3-11:	Prozentuale Anteile ausgewählter Phytoplanktongruppen im saisonalen Verlauf in der -F/-N (A) und der +F/-N (B) Versuchsvariante im Jahr 2006 an der Gesamtbiomasse des Phytoplanktons.....	33
Abb. 3-12:	Einfluss der mittleren saisonalen <i>Daphnia</i> -Biomasse auf die mittlere saisonale Chlorophyll a-Konzentration der Fraktion <30 µm (Chla ₃₀) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre (doppelt-logarithmische Darstellung).....	34
Abb. 3-13:	Zusammenstellung der Chla-Konzentrationen der Fraktion <30µm (Chla ₃₀) mit der <i>Daphnia</i> -Biomasse (A) und dem <i>Daphnia</i> -Filtrationspotenzial (<i>Daphnia</i> -FP) (B) berechnet nach KNOECHEL & HOLTBY (1987). Schwarze Linien stellen Hüllkurven dar.	35
Abb. 3-14:	Verlauf der Sichttiefen in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.....	36
Abb. 3-15:	Einfluss (A) der mittleren saisonalen Chlorophyll a-Konzentration der Fraktion <30 µm (Chla ₃₀) und (B) der mittleren saisonalen <i>Daphnia</i> -Biomasse auf die mittlere saisonale Sichttiefe in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre (doppelt-logarithmische Darstellung).....	37
Abb. 3-16:	Verlauf der Sedimentationsraten des partikulären Materials (TM-SR) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.....	38
Abb. 3-17:	Zusammenstellung der mittleren Sedimentationsraten (TM-SR) (±SD) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.....	38
Abb. 3-18:	Zusammenhang zwischen der mittleren Sedimentationsrate und der mittleren epilimnischen Chla _{ges} -Konzentration (A) und der mittleren logarithmierten <i>Daphnia</i> -Biomasse (B) in den Versuchsvarianten.	39
Abb. 3-19:	Verlauf der Sedimentationsraten von organischem Kohlenstoff (POC-SR) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.....	40
Abb. 3-20:	Verlauf der mittleren Sedimentationsraten des organischen Kohlenstoffs (POC-SR) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.....	40
Abb. 3-21:	Zusammenhang zwischen den mittleren Sedimentationsraten des organischen Kohlenstoffs (POC-SR) und der mittleren logarithmierten <i>Daphnia</i> -Biomasse in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.	41
Abb. 3-22:	Zusammenhang zwischen der mittleren Sedimentationsraten des partikulären Materials (TM-SR) und des organischen Kohlenstoffs (POC-SR) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre. Die Linien sind Regressionsgeraden des 1:1 Verhältnisses (grau), der +N Varianten (schwarz gestrichen) und der -N Varianten (schwarz kompakt).	42
Abb. 3-23:	Box-Whisker-Plots des organischen Kohlenstoffgehaltes im sedimentierten Material (POC _{SedMat}) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre. Der untere und obere Rand der Box sind das 25/75%-Quartil. Die Whisker sind das 5/95%-Perzentil. Die Sterne (★) sind Werte außerhalb des 5/95%-Perzentil-Bereiches.	42
Abb. 3-24:	Sedimentationsraten des Phosphors (TP-SR) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.....	44
Abb. 3-25:	Verlauf der mittleren P-Sedimentationsraten (TP-SR) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.....	44
Abb. 3-26:	Zusammenhang zwischen den mittleren P-Sedimentationsraten (TP-SR) und der mittleren epilimnischen Chla-Konzentration (Chla _{ges}) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.....	45

Abb. 3-27:	Box-Plots des Phosphor-Gehaltes im sedimentierten Material (TP_{SedMat}). Der untere und obere Rand der Box sind das 25/75%-Quartil. Die Whisker sind das 5/95%-Perzentil. Die Sterne (★) sind Werte außerhalb des 5/95%-Perzentil-Bereiches.	46
Abb. 3-28:	P-Bindungsformen im sedimentierten Material aus den Versuchsvarianten im Jahr 2007.	47
Abb. 3-29:	Durchschnittliche prozentuale Anteile der P-Fractionen in den Versuchsvarianten im Jahr 2007.	47
Abb. 3-30:	Die mittlere Methanakkumulationsrate bezogen aufs Hypolimnion (6-8 m Tiefe) während der Sommerstagnation in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre. Die Werte stellen die summierten Zunahmen der hypolimnischen CH_4 -Konzentrationen dividiert durch die Tageszahlen, in den die Zunahmen beobachtet wurden.	48
Abb. 3-31:	Zeitlicher Verlauf der Methan- und Sauerstoffgehalte im Hypolimnion (6-8m Tiefe) der Versuchsvarianten in den Jahren 2006 und 2007.	50
Abb. 3-32:	Zusammenstellung der Methangehalte in jeder Versuchsvariante in Abhängigkeit von der kumulativen Menge des sedimentierten organischen Kohlenstoffs im Jahr 2006.	51
Abb. 3-33:	Zusammenhang zwischen dem 10-tägigen biologischen Sauerstoffbedarf (BSB_{10}) des sedimentierten Materials und dem organischem C-Gehalt (POC_{SedMat}) (A) und dem P-Gehalt (TP_{SedMat}) im sedimentierten Material (B). In die Analyse wurden Werte aus den Jahren 2006 und 2007 einbezogen.	53
Abb. 3-34:	Zusammenhänge zwischen dem nach 10 Tagen ins Wasser freigesetzten Phosphor (SRP_{10}) und dem biologischen Sauerstoffbedarf (BSB_{10}) der jeweiligen Versuchsvarianten.	54
Abb. 3-35:	Zusammenhang zwischen dem Methanbildungspotenzial (MBP) und dem organischen Kohlenstoff im sedimentierten Material (POC_{SedMat}).	56
Abb. 3-36:	Zeitlicher Verlauf des Methanbildungspotenzials bezogen auf den organischen Kohlestoffgehalt im sedimentierten Material im Jahr 2006.	57
Abb. 3-37:	Verlauf der SRP-und TP-Konzentrationen im Hypolimnion in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre (unterschiedliche Skalierung beachten).	58
Abb. 3-38:	TP-Gehalte (TP_{Sed}) je Trockenmasseeinheit in der 0-1 cm Sedimentlamelle am Ende der Experimente in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre. Die Fehlerbalken stellen die Standardabweichung der Parallelmessungen dar (n=2).	60
Abb. 3-39:	Prozentuale Anteile der P-Bindungsformen in Sedimenten aller Versuchsvarianten am Ende der Experimente der drei Untersuchungsjahre. Rot sind die Anteile der jeweils vorherrschenden Bindungsform in jeder Variante markiert.	61
Abb. 3-40:	Zusammenhang zwischen dem TP-Gehalt im sedimentierten Material (TP_{SedMat}) und dem TP-Gehalt im Sediment (TP_{Sed}). Die Linien zeigen das 1:1 Verhältnis (grau) und die Regressionsgerade (schwarz).	62
Abb. 3-41:	Relative Unterschiede zwischen dem mittleren spezifischen TP-Gehalt im sedimentierten Material und dem spezifischen TP-Gehalt im Sediment in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.	63
Abb. 3-42:	Änderungen der prozentualen Anteile von P-Bindungsformen ($\Delta P-BF$) zwischen dem sedimentierten Material und dem Sediment in den Varianten im Jahr 2007. Negative Werte bedeuten die Abnahme der jeweiligen P-BF im Sediment im Vergleich zu sedimentierten Material.	63

1 Einleitung

Die Gewässereutrophierung gehört zu den größten globalen Problemen des Gewässermanagements (SMITH 2003). Der trophische Zustand von Seen wird durch die Intensität der Primärproduktion bestimmt, die vor allem durch externe Nährstoffeinträge gesteuert wird. Dabei wurde Phosphor (P) als der wesentlichste, die Produktion limitierende Faktor erkannt (OECD 1968, DILLON & RIGLER 1974, KOSCHEL 1976, VOLLENWEIDER 1976, SCHINDLER et al. 1978). Je nach Dauer und Intensität der externen Einträge sind mehr oder weniger große Nährstoffvorräte in den Seesedimenten gespeichert. Durch Rücklösungsprozesse können sie die Nährstoffkonzentration im See auf einem hohen Niveau stabilisieren ("interne" Eutrophierung, TESSENOW 1979, BOSTRÖM 1984, BOSTRÖM et al. 1982, 1985, SAS 1989, HUPFER 1995, BEKLIOGLU & MOSS 1996, GONSIORCZYK et al. 1998, GAO et al. 2005, WELCH & COOKE 2006), was die Verschlechterung des Gewässerzustandes zur Folge hat.

Die durch planktische Primärproduktion gebildete organische Substanz ist der wesentlichste organische Bestandteil des sedimentierenden Materials im Pelagial von Seen. Die Menge des sedimentierten Materials korreliert positiv mit der Biomasse des Phytoplanktons (BLOESCH et al. 1977, BIRCH et al. 1980, MOLONGOSKI & KLUG 1980a, NEUBAUER 1997, TARTARI & BIASCI 1997, SARNELLE 1999, ROMERO-VIANA et al. 2009). Mit der Sedimentation des Primärproduktes erfolgt ein vertikaler Stofftransport bis zur Sedimentoberfläche. Während des Absinkens beginnt ein mikrobieller Abbau des sedimentierenden Materials, der an der Sedimentoberfläche fortgesetzt wird (FALLON & BROCK 1980, CORNETT & RIGLER 1987, GOUTX et al. 2007, FAHRNER et al. 2008). Deswegen ist die Sediment-Wasser-Kontaktschicht ein Ort intensiver mikrobieller Aktivität, wobei das sedimentierte Material über mehrere Stufen von den Mikroorganismen abgebaut wird (GÄCHTER & MARES 1985, TEZUKA 1989, ANDERSEN & JENSEN 1992, TÖRNBLOM & RYDIN 1998). Intensität und Effizienz dieser Abbauprozesse hängen zunächst von der Menge und Qualität des Substrates ab (HARGRAVE 1972, CORNETT & RIGLER 1987, HICKS et al. 1994). Darüber hinaus sind diese Prozesse temperaturabhängig und direkt an die ausreichende Verfügbarkeit geeigneter Elektronenakzeptoren, wie gelöster Sauerstoff, Nitrat (NO_3^-), Eisen (Fe^{3+}), Mangan (Mn^{2+}) und Sulfat (SO_4^{2-}), gebunden (TESSENOW 1979). Nach deren Verbrauch werden niedermolekulare organische Stoffe genutzt, wobei Methan als Endprodukt entsteht (MAH et al. 1977, SCHINK 1989). Infolge dieser mikrobiellen Transformationen sinkt das Redoxpotenzial und es erfolgt eine Freisetzung des redoxgebundenen Phosphors aus dem Sediment, was zur internen Gewässerbelastung mit diesem Nährstoff führt (BOSTRÖM et al. 1985, 1988, HUPFER 1995, CASPER et al. 2000, SONG et al. 2004, WELCH & COOKE 2006).

Der generelle Zusammenhang zwischen der P-Verfügbarkeit und der Phytoplanktonbiomasse kann jedoch durch die Struktur und Funktion des pelagischen Nahrungsnetzes mehr oder weniger stark modifiziert werden. Beide Faktoren können sekundär sowohl verbessernd als auch verschlechternd auf die Wasserqualität einwirken (z. B. HRBÁČEK et al. 1961, SHAPIRO et al. 1975, BENNDORF et al. 1984, 1988, 2002, CARPENTER et al. 1987, VAN DONK et al. 1989, 1993, ZALEWSKI et al. 1990, KASPRZAK et al. 1993a, 1993b, 2003, 2007, KOSCHEL 1995, LATHROP et al. 2002, GOŁDYN et al. 2003, OLIN et al. 2006). Diese Wirkung wird vor allem durch konsumentenabhängige Einflüsse auf die Ressourcen hervorgerufen (SHAPIRO et al. 1975, BENNDORF et al. 1984, CARPENTER et al. 1987, MCQUEEN et al. 1986). Die interne Steuerung der Nahrungsnetzstruktur hat sich bei der Verbesserung der Gewässergüte in flachen Seen bereits bewährt. In diesen Ökosystemen kann der trophische Seezustand durch Förderung des Makrophytenwachstums, wodurch die Nährstoffe verbraucht werden, erfolgreich verbessert werden (MEIJER et al. 1989, SCHEFFER 1989, VAN DONK et al. 1989, 1993, VAN DIJK & VAN DONK 1991, PERROW et al. 1997).

In tiefen, thermisch geschichteten Seen sind andere Mechanismen zur Begrenzung der Primärproduktion ausschlaggebend. Dazu zählen vor allem die Steigerung der P-Sedimentation aus der trophogenen Zone, um das verfügbare Nährstoffangebot zu begrenzen (WRIGHT & SHAPIRO 1984, BENNDORF 1987, 1992, STERNER 1989, KASPRZAK et al. 1993a, BENNDORF et al. 2002), sowie die Verminderung der P-Rücklösung aus dem Sediment (TESSENOW 1979, PETTERSON 1998, SONG et al. 2004, WELCH & COOKE 2006). Es wurde bereits bewiesen, dass das herbivore Zooplankton, vor allem Mitglieder der Gattung *Daphnia*, durch Fraßdruck das Phytoplankton erheblich reduziert (z. B. SHAPIRO et al. 1975, BENNDORF et al. 1984, 1988, ÜHLINGER & BLOESCH 1987, KASPRZAK et al. 1988, REINERTSEN et al. 1990, SARNELLE 1999) und verstärkten P-Vertikaltransport fördert (WRIGHT & SHAPIRO 1984, BLOESCH & BÜRGI 1989, HOUSER et al. 2000, BENNDORF et al. 2002). Die Sedimentationsrate und die Größenhäufigkeitsverteilung der sedimentierenden Partikel werden durch den selektiven Phytoplanktonfraß beeinflusst (STERNER 1989, MAZUMDER et al. 1990a, REINERTSEN et al. 1990, LAROCQUE et al. 1996, SARNELLE 1999). Die chemische Zusammensetzung des sedimentierenden Materials wird durch eine stärkere P-Sedimentation mit den *Daphnia*-Exuvien und/oder toten Tieren verändert. Da Daphnien einen hohen spezifischen P-Gehalt haben (ANDERSEN & HESSEN 1991, VREDE et al. 1999, SCHARF 2004), wird mehr Phosphor in ihren Körpern gespeichert und später mit Exuvien und/oder toten Tieren sedimentiert (BLOESCH & BÜRGI 1989). Die Daphnien wirken also auf die Quantität und Qualität des sedimentierenden Materials. Außerdem wird ein bedeutsamer Anteil des Phosphors in den lebenden Tieren gespeichert, wodurch seine Verfügbarkeit für Primärproduzenten im Wasser sinkt (WRIGHT & SHAPIRO 1984, URABE 1995, LYCHE et al. 1996, KOOP et al. 1997, ELSER et al. 2000, SCHARF 2008). Während der diurnalen vertikalen Wanderung der Daphnien wird der P-Überschuss im Hypolimnion ausgeschieden (SHAPIRO & WRIGHT 1984, DINI et al. 1987). Als Folge des Grazings und der damit verbundenen Umwandlung des Futters in relativ große, schneller absinkende Fäkalpellets verbringen die sedimentierenden Partikel außerdem weniger Zeit im Hy-

polimnion, wodurch eine Entlastung des Sauerstoffhaushalts möglich wird (MAZUMDER et al. 1990a). Andererseits sind Aggregate, wie etwa Fäkalpartikel des Zooplanktons, Orte hoher Stoffwechselaktivität, die dicht mit Bakterien und anderen heterotrophen Organismen besiedelt sein können. Deswegen kann die Transformation kleiner Partikel (Algen) in große Fäkalpellets die mikrobielle Mineralisation der partikulären organischen Substanz beschleunigen (ÜHLINGER & BLOESCH 1987, SARNELLE 1999, SIMON et al. 2002). Daraus folgt, dass die Intensität sowie die räumliche und zeitliche Verteilung der bakteriellen Mineralisation in der Sediment-Wasser-Kontaktzone von der Struktur und Funktion des pelagischen Nahrungsnetzes beeinflusst werden können.

Die Methanakkumulation ist ein Ergebnis des anaeroben Abbaus der sedimentierten organischen Substanzen in Sedimenten (CASPER et al. 2000) und steht im Vergleich zu anderen anaeroben Prozessen in Binnengewässern quantitativ im Vordergrund (CAPONE & KIENE 1988, BABENZIEN et al. 1991). Sie steigt mit der Trophie an (CASPER 1992, CASPER et al. 2000) und ist mit der Menge der sedimentierten abbaubaren Substanz positiv korreliert (MOLONGOSKI & KLUG 1980a, JONES et al. 1982). Die Methanproduktion ist außerdem ein Indikator für anaerobe Bedingungen, die redoxbedingte P-Freisetzung ermöglichen. Für die Menge des freigesetzten Phosphors ist jedoch nicht nur ein bestimmtes Redoxpotenzial, sondern auch der Anteil einzelner P-Bindungsformen von entscheidender Bedeutung (BOSTRÖM 1988, BOSTRÖM et al. 1985, 1988, RYDIN 2000, HUPFER et al. 2002).

Im Hinblick auf die interne Nährstoffbelastung sind Anteile des leicht adsorbierten, reduktiv löslichen sowie des organisch gebundenen Phosphors am Gesamtphosphorgehalt des Sediments ausschlaggebend (BOSTRÖM 1984, HUPFER 1995, TÖRNBLOM & RYDIN 1998, RYDIN 2000). Die Freisetzung des in der organischen Fraktion gebundenen Phosphors (Redox unabhängig), die direkt aus dem mikrobiellen Abbau zu erwarten ist, hängt von der Qualität des sedimentierten Materials ab (SUZUMURA & INGALL 2004, AHLGREN et al. 2006, REITZEL et al. 2006, 2007). Je weniger Phosphor im sedimentierten Material vorhanden ist, desto höher ist der Anteil, welcher durch Bakterien sofort für die Biomassebildung verbraucht wird (GÄCHTER & MARES 1985).

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass das Ausmaß der internen Nährstoffbelastung thermisch geschichteter Seen durch eine Kette von sechs miteinander verbundenen Faktoren direkt oder indirekt beeinflusst wird (Abb. 1-1): (1) Menge des externen Nährstoffeintrags, (2) Intensität der planktischen Primärproduktion, (3) Fraßdruck durch das herbivore Zooplankton, (4) Quantität und Qualität des sedimentierten Materials, (5) die mikrobielle Aktivität in der Sediment-Wasser-Kontaktzone und (6) die Beschaffenheit der Sedimente (P-Bindungsformen).

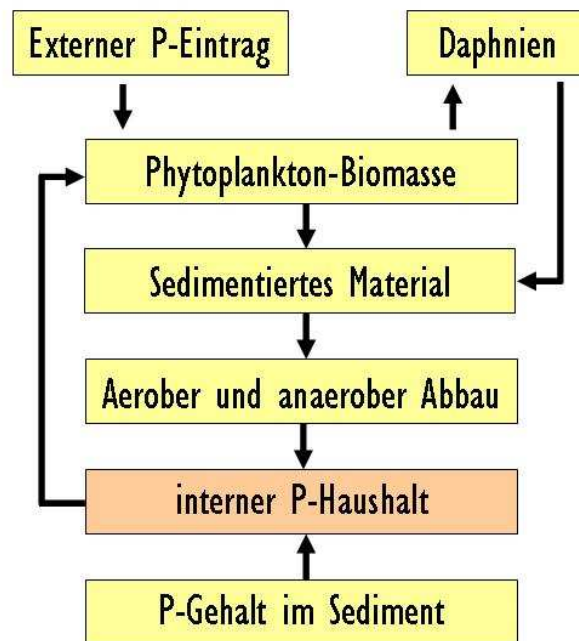


Abb. 1-1: Schematische Darstellung von direkten und indirekten Faktoren, die den internen P-Haushalt im See beeinflussen.

Aus dem aufgeführten Stand der Forschung wurden folgende Arbeitshypothesen abgeleitet:

1. Die Nährstoffkonzentration im Epilimnion und die Struktur des pelagischen Nahrungsnetzes haben einen messbaren Einfluss auf die Sedimentationsprozesse während der thermischen Schichtung. Dabei stehen folgende Teilhypothesen im Vordergrund:
 - a. Die Nährstoffe und die Nahrungsnetzstruktur wirken sich auf die epilimnische Phytoplanktonmenge und –zusammensetzung aus.
 - b. Die Quantität und Zusammensetzung des Planktons beeinflussen die Menge des sedimentierten Materials.
 - c. Die Nährstoffe und die Nahrungsnetzstruktur beeinflussen die spezifischen Gehalte an organischem Kohlenstoff und Phosphor im sedimentierten Material.
2. Bedingt durch Nährstoffe und Nahrungsnetzstruktur hat das sedimentierte Material einen Einfluss auf die Intensität des aeroben und anaeroben mikrobiellen Abbaus. Dabei sollen folgende Teilhypothesen geprüft werden:
 - a. Die Quantität und Qualität des sedimentierten Materials beeinflussen die Methanakkumulation im anoxischen Hypolimnion.

- b. Die Quantität und Qualität des sedimentierten Materials haben Auswirkungen auf die potenzielle Abbaubarkeit durch Mikroorganismen unter aeroben und anaeroben Bedingungen.
- 3. Die Nährstoffe und die Nahrungsnetzstruktur, vermittelt über Sedimentation und Intensität der mikrobiellen Abbauprozesse, haben einen indirekten Einfluss auf die Phosphoreinlagerung bzw. -rücklösung in bzw. aus dem Sediment geschichteter Seen.

Zur Prüfung dieser Arbeitshypothesen wurden während drei thermischer Schichtungsperioden Enclosureexperimente in einem meso-eutrophen Hartwassersee des NO-deutschen Tieflandes sowie Laborexperimente durchgeführt.

2 Material und Methoden

2.1 Experimentelles und methodisches Konzept

Das experimentelle Konzept der Arbeit umfasste die kausalanalytische Untersuchung komplexer Prozesse und Strukturen im Wasser und in den Sedimenten der Enclosures während der thermischen Schichtungsperiode. Der Einsatz von großen Enclosures ermöglichte es, mehrere Varianten gleichzeitig zu testen und miteinander zu vergleichen, ohne den gesamten Ökosystem See zu beeinflussen.

Zur Simulation variabler Nährstoffbelastungen wurden Varianten mit niedrigen und hohen Nährstoffkonzentrationen getestet. Die Steuerung der Nahrungsnetzstruktur erfolgte mit Hilfe planktivorer Fische. Es wurden Varianten mit planktivoren Fischen und ohne planktivore Fische getestet. Das Fehlen der Fische sollte die Entwicklung von größerem Zooplankton fördern, besonders von leistungsfähigen Filtrierern der Gattung *Daphnia*.

Aus dem experimentellen Konzept ergab sich ein breites Spektrum an zu messenden Größen (Abb. 2-1), welches zum besseren Verständnis der Zusammenhänge zunächst in allgemeiner Form beschrieben wird.

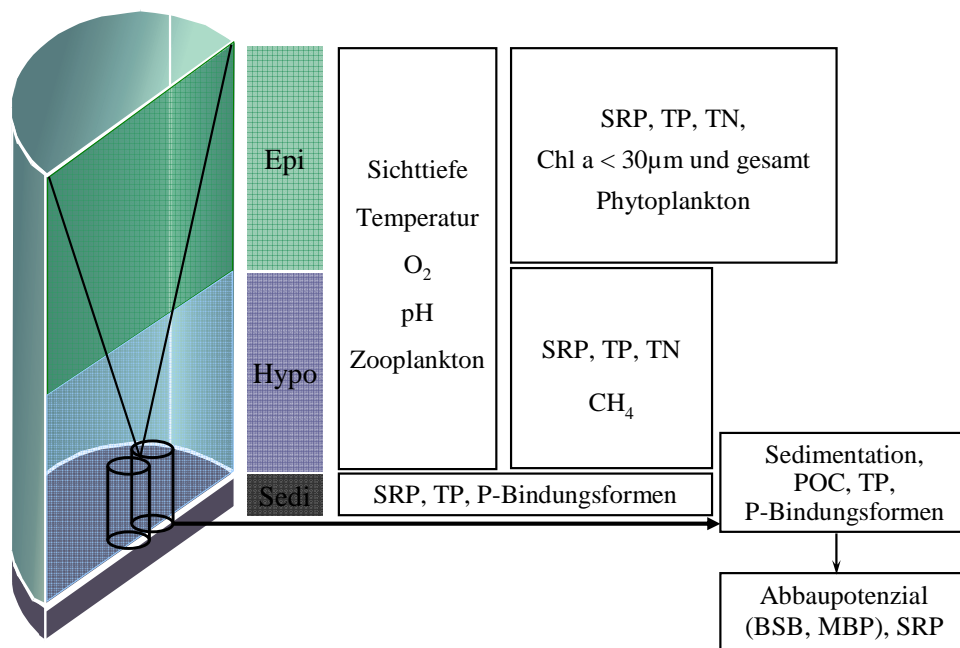


Abb. 2-1: Schematische Darstellung des Probenahmeplans und der erfassten Kriterien während der Enclosureexperimente (Abkürzungen sind im Text erklärt).

Ausgangspunkt ist die Bildung organischen Materials im Epilimnion der Enclosures durch das Phytoplankton, welches in erster Linie vom Nährstoffangebot gesteuert wird. Da dem Phosphor als limitierendem Faktor eine besondere Bedeutung zukommt, wurde neben dem Gesamtphosphor (TP) auch der gelöste bioverfügbare Phosphor (SRP) bestimmt. Die Biomasse des Phytoplanktons wurde durch die Chlorophyll a-Konzentration (Chla) bestimmt und das Biovolumen mikroskopisch quantifiziert. Außerdem wurde die taxonomische Zusammensetzung des Phytoplanktons untersucht. Bei der Chla-Bestimmung wurde zusätzlich der Anteil der Fraktion $<30\ \mu\text{m}$ erfasst, da dieser am stärksten vom herbivoren Zooplankton beeinflusst wird.

Die Menge und Zusammensetzung des Phytoplanktons werden wesentlich durch das Crustaceenplankton bestimmt. Daher wurden sowohl seine Abundanz als auch Biomasse festgestellt, um mit Hilfe dieser Kriterien ein Maß für den Einfluss der Primärkonsumenten auf die Primärproduzenten zu erhalten. Da das Crustaceenplankton vertikale Migration aufweist, wurden seine Abundanz und Biomasse im gesamten Wasservolumen erfasst. Die Sichttiefe wurde als ein Maß für die Lichtextinktion durch Phytoplanktonentwicklung im Epilimnion und gleichzeitig als Kriterium der Wasserqualität benutzt.

Anteile des im Epilimnion gebildeten Materials (Phytoplankter, Zooplankter, Detritus) sedimentieren in tiefere Zonen und werden im Sediment abgelagert. Daher wurden Sedimentationsfallen unmittelbar über dem Grund der Enclosures positioniert, um diese aufzufangen, und in regelmäßigen Abständen entleert. Somit konnte die Menge und Qualität des sedimentierten Materials registriert werden. Im sedimentierten Material wurden die spezifischen Gehalte von organischem Kohlenstoff ($\text{POC}_{\text{SedMat}}$) und Phosphor ($\text{TP}_{\text{SedMat}}$) sowie die P- Bindungsformen bestimmt.

Nach Ablagerung auf der Sedimentoberfläche wird das sedimentierte Material durch Mikroorganismen abgebaut. Dabei erfolgt der Abbau zunächst auf dem aeroben und danach auf dem anaeroben Weg. Deswegen wurden im Hypolimnion Sauerstoff- und Methankonzentrationen als Indikatoren für den aeroben und anaeroben Abbau des sedimentierten Materials gemessen. Die Messung der Methanproduktion direkt im Sediment war nicht möglich, weil die Entnahme der Sedimentkerne zu Aufwirbelung und damit zur Störung des gesamten Experiments hätte führen können. Da in einem geschichteten See zwischen der Methananreicherung im Hypolimnion und der Methanbildungsrate im Sediment ein enger Zusammenhang besteht (NÜSSLEIN & CONRAD 2000), wurde die Messung der Methankonzentration im Wasser für diese Experimente gewählt.

Der mikrobielle Abbau des sedimentierten Materials ist ein komplexer Prozess, der von vielen Faktoren abhängig ist. Deshalb wurde unter Laborbedingungen ein Potenzial des sedimentierten Materials zum aeroben und anaeroben Abbau sowie zur P-Freisetzung durch den aeroben Abbau gemessen. Zu diesem Zweck wurden der biologische Sauerstoffbedarf (BSB) und das Methanbildungspotenzial (MBP) als Indikatoren entsprechend für den aeroben und anaeroben

Abbau bestimmt. Die P-Freisetzung aus dem sedimentierten Material wurde als SRP-Konzentration am Anfang und Ende der BSB-Experimente erfasst.

Die Intensität der Abbauprozesse spielt für die Rücklösung der Stoffe ins hypolimnische Wasser oder ihre Ablagerung in Sedimenten eine wichtige Rolle. Dabei waren die P-Umsatzprozesse von besonderem Interesse. Zur Erfassung von frühdiagenetischen Veränderungen nach der Sedimentation wurden P-Konzentrationen (SRP und TP) im Hypolimnion gemessen. Weiterhin wurden die P-Menge und die P-Bindungsformen in der obersten Sedimentschicht bestimmt.

Schließlich wurden zu jedem Probenahmetermin die Temperatur und der pH-Wert in der gesamten Wassersäule erfasst.

2.2 Aufbau der Freilandversuche

Vorbereitung der Freilandarbeiten

Die Freilandexperimente wurden in einer Enclosure-Anlage durchgeführt (Abb. 2-2). Diese befindet sich im Dagowsee (53°08'N, 13°04'E; Brandenburg), einem meso-eutrophen, dimiktischen Hartwassersee ($A=0,24 \text{ km}^2$, $Z_{\max}=9,5 \text{ m}$). Die vier Enclosures der Anlage haben einen Durchmesser von je 10 m und eine Tiefe von ca. 8 m. Sie schließen mit dem Sediment ab (DITTRICH et al. 1997).



Abb. 2-2: Die Enclosure-Anlage im Dagowsee (Foto: S. Eixler).

Für die Experimente wurde ein 2 x 2-faktorielles Muster entwickelt, in dem Nährstoffe und Fische Steuerungsfaktoren waren. Folgende Versuchsvarianten sind in der Enclosure-Anlage getestet worden:

- (A) ohne planktivore Fische und ohne Zugabe von Nährstoffen (-F/-N)
- (B) ohne planktivore Fische und mit Zugabe von Nährstoffen (-F/+N)
- (C) mit planktivoren Fischen und ohne Zugabe von Nährstoffen (+F/-N)
- (D) mit planktivoren Fischen und mit Zugabe von Nährstoffen (+F/+N).

Die vier Varianten wurden gleichzeitig getestet, d.h. in einem der vier Enclosures war jeweils eine Variante realisiert. Die Experimente wurden während der thermischen Schichtung in den Jahren 2005 (vom 7. Juli bis 10. August), 2006 (vom 10. Mai bis 20. September) und 2007 (9. Mai bis 5. September) durchgeführt.

Da jedes Beobachtungsjahr voneinander unabhängige Ergebnisse erzielen sollte, waren gleiche Ausgangsbedingungen für die Enclosures in jedem neuen Beobachtungsjahr die Voraussetzung. In 2006 und 2007 wurde deswegen die Enclosure-Anlage jeweils vor dem Versuchsanfang an eine neue Stelle umgelegt. Dabei erfolgte ein Austausch zwischen dem Enclosure- und Seewasser. Auf Grund dessen hatten alle Enclosures vor jedem Experiment eine jahreszeitlich typische sowie qualitativ und quantitativ ähnliche Planktongemeinschaft. Durch das Umsetzen der Enclosure-Anlage wurden die Steuerungseffekte von vorigen Experimenten ausgeschlossen und ein hoher Homogenitätsgrad zwischen den Enclosures gewährleistet. Nur für das Experiment im Jahr 2005 wurde die Enclosure-Anlage nicht von der alten Stelle umgelegt. Sie hatte also am Anfang des Experimentes etablierte Zoo- und Phytoplanktongemeinschaften. Da das Experiment in 2005 erst Anfang Juli begann, hatten sich bereits sauerstofffreie und methanreiche Zonen im Hypolimnion jedes Enclosures entwickelt. Deshalb wurden die Enclosure-Hypolimnia unmittelbar vor dem Beginn dieses Versuches belüftet, um die Sauerstoffdefizite auszugleichen, sowie das akkumulierte Methan zu entfernen. Die Belüftung erfolgte mit einer Tiefenwasserbelüftungsanlage (DITTRICH et al. 1997). Sie wurde jeweils zwei Tage in jedem Enclosure betrieben (s. Tab. 2-1).

Tab. 2-1: Zusammenstellung der Belüftungstermine den Enclosures im Jahr 2005.

Variante	Termin	Anmerkung
-F/+N	25.-27. Jun.	
-F/-N	01.-03. Jul.	
+F/-N	04.-06. Jul.	
+F/+N	07.-08. Jul.	Erste Probenahme (am 7.Jul.) erfolgte in der noch nicht belüfteten Variante

Steuerung des Nahrungsnetzes

Die Steuerung des Nahrungsnetzes erfolgte auf der trophischen Ebene der planktivoren Fische. Aus den -F Varianten wurden alle vorhandenen Fische mit Stellnetzen verschiedener Maschenweiten entfernt. In die +F Varianten wurden nur planktivore Fische verschiedener Arten (juv. *Perca fluviatilis*: $14,6 \pm 4,7$ g für $n=20$, *Rutilus rutilus*: $28,5 \pm 9,5$ g für $n=10$, *Blicca bjoerkna*: $27,6 \pm 7,3$ g für $n=10$) in etwa gleichem Verhältnis und in der Frischmasse von ca. 4 g m^{-3} eingesetzt. Alle Fische stammten aus dem Dagowsee, wurden unmittelbar nach dem Fang gewogen und in die Enclosures eingesetzt.

Steuerung der Nährstoffkonzentration

Bei der Zugabe von Nährstoffen in die einzelnen Enclosures bildete Phosphor als limitierender Faktor des Phytoplanktonwachstums die Grundlage für die Berechnungen der angestrebten Anfangskonzentrationen. In den -N Varianten wurden die TP-Konzentrationen aus dem mesotrophen Bereich angestrebt, d. h. zwischen 14 und 45 mgTP m^{-3} (VOLLENWEIDER & KEREKES 1982). Da die TP-Konzentrationen im Dagowsee bei ca. 40 mg TP m^{-3} liegen, wurde der mesotrophe Bereich ohne zusätzliche P-Zugabe in den -N Varianten erreicht. In den +N Varianten wurden die TP-Konzentrationen im hypertrophen Bereich, d. h. $>160 \text{ mgTP m}^{-3}$ angestrebt (VOLLENWEIDER & KEREKES 1982). Dabei wurden die TP-Anfangskonzentrationen von ca. 700 , 500 und 200 mg m^{-3} entsprechend in 2005, 2006 und 2007 eingestellt. Die TP-Konzentrationen wurden also um den Faktor ca. 5 bis 10 in den +N Varianten angehoben. Parallel dazu wurde auch das Stickstoff-Angebot erhöht. Die angestrebte Stickstoffkonzentration sollte im molaren Verhältnis $6:1$ zu P-Konzentration (atomares N:P Verhältnis $13:1$) stehen, da für viele Phytoplanktonarten dieses N:P Verhältnis optimal ist (KLAUSMEIER et al. 2004). Für die Ermittlung der zugegebenen Stickstoffmenge wurde außerdem die bereits im Epilimnion vorhandene Stickstoffkonzentration berücksichtigt. Weiterhin richtete sich die zugegebene Menge beider Nährstoffe nach der Mächtigkeit des Epilimnions. In der Tab. 2-2 wurden die Termine und Mengen der Nährstoffe zusammengestellt.

In den Jahren 2005 und 2006 wurden die Nährstoffkonzentrationen in den +N Varianten deutlich höher eingestellt als in 2007. Deshalb wurde die Nährstoffzugabe während der Experimente in 2007 wiederholt, um entsprechend hohe Unterschiede in den Nährstoffkonzentrationen zwischen den +N und -N Varianten aufrechtzuerhalten. Außerdem wurden in den -N Varianten die Nährstoffe in geringen Mengen zugegeben. Diese Zugaben dienten entweder der Verbesserung des N:P Verhältnisses oder der Erhöhung der TP-Konzentration bis zum angestrebten Niveau. Im Jahr 2006 wurden in die +F/+N Variante keine Nährstoffe zugegeben, da ihre Konzentrationen das angestrebte Niveau erreichten.

Phosphor wurde als Kaliumdihydrogenphosphat (KH_2PO_4) und Stickstoff als Ammoniumnitrat (NH_4NO_3) eingesetzt.

Tab. 2-2: Zusammenstellung der Termine und Mengen von Nährstoffen (in g), die zu den Enclosures während der Experimente zugegeben wurden.

Termin	Nährstoff	Variante			
		-F/+N	-F/-N	+F/-N	+F/+N
04. Jul. 2005	P	228	0	0	228
	N	242	560	242	560
07. Jun. 2006	P	200	20	20	0
	N	0	0	0	0
10. Mai. 2007	P	103	0	0	103
	N	0	0	0	0
26. Jul. 2007	P	0	9	11	0
	N	0	63	84	0
9. Aug. 2007	P	34	0	0	34
	N	680	0	0	680

2.3 Erfassung und Analysen der physikalischen, chemischen und biologischen Messgrößen im Wasser und im Sediment

Die Proben wurden in der Mitte der Enclosures von einem Boot aus genommen. Die Enclosures wurden in 14-tägigem Abstand beprobt. Dabei wurden **Temperatur**, **Sauerstoffkonzentration** und **Sauerstoffsättigung** (Sonde Oxi 197-S, Wissenschaftlich Technische Werkstätten) sowie **pH** (Sonde pH 196 T, Wissenschaftlich Technische Werkstätten) vertikal in Abständen von je 0,5 m Schritten gemessen.

Die **Sichttiefe** wurde mit einer weißen Secchi-Scheibe von 20 cm Durchmesser im Bootsschatten ermittelt.

Auf Grundlage der Temperaturmessungen wurde der Wasserkörper in Epilimnion und Hypolimnion eingeteilt. Die Wasserproben für die chemischen Analysen wurden dann in 1 m-Abständen mit einem Schöpfer (Länge: 1 m, IGB) genommen und in eine Mischprobe jeweils aus dem Epilimnion und Hypolimnion zusammengefügt. Wenn nicht anders beschrieben, wurden alle Messgrößen doppelt bestimmt.

In der Mischprobe aus dem Epilimnion wurden die Konzentrationen von Chlorophyll a (Chla), SRP, TP und Gesamtstickstoff (TN) bestimmt. Außerdem wurden die taxonomische Zusammensetzung und das Biovolumen des Phytoplanktons in 2006 und 2007 ermittelt. In der Mischprobe aus dem Hypolimnion wurden TP, TN und SRP bestimmt. Die Chla-Konzentrationen wurden in der Größenfraktion $<30\ \mu\text{m}$ (Chla₃₀) und gesamt (Chla_{ges}) gemessen.

Für die **Chla-Bestimmung** wurde ein definiertes Wasservolumen (100-1500 ml) durch Membranfilter (1,2 μm , Cellulosemischester, Schleicher & Schuell GmbH Whatman Group) filtriert. Die Pigmentextraktion erfolgte mittels Aceton. Der Extrakt wurde spektrophotometrisch (UV/VIS Spectrometer Lambda 2, Perkin Elmer) vermessen. Die Konzentration wurde nach STRICKLAND & PARSONS (1972) berechnet.

Für die **SRP-Bestimmung** wurden die Wasserproben durch Membranfilter (0,6 μm , Cellulosenitrat, Schleicher & Schuell MicroScience) filtriert und nach der Phosphormolybdänblau-Methode (KOROLEFF 1976) kolorimetrisch (FIAcompact, Medizin- und Labortechnik Engineering) gemessen.

Für die **TP-Bestimmung** wurden die unfiltrierten Wasserproben mit 5%-igem Kaliumperoxodisulfat im Autoklaven bei 134 °C für 30 Min. aufgeschlossen (GOLTERMAN et al. 1978) und dann ebenfalls als SRP nach der Phosphormolybdänblau-Methode (KOROLEFF 1976) kolorimetrisch (FIAcompact, Medizin- und Labortechnik Engineering) gemessen.

Für die **TN-Bestimmung** wurden die unfiltrierten Wasserproben mit Oxisolv (Merck) im Autoklaven bei 120 °C für 45 Min. aufgeschlossen und kolorimetrisch (FIAstar 5010, Foss Tecator) bestimmt (GOLTERMAN et al. 1978).

Die Bestimmung der **Methankonzentrationen** erfolgte in festgelegten Tiefen von 5, 6, 7 und 8 m. Dafür wurden die Wasserproben in 20 ml Fläschchen luftblasenfrei verschlossen. Danach wurden etwa 40% des Wasservolumens durch Heliumbegasung aus jedem Fläschchen entfernt. Dadurch diffundierten die im Wasser gelösten Gase einschließlich des Methans aus der wässrigen in die gasförmige Phase. Anschließend erfolgte die Methanmessung gaschromatographisch (GC 14B, Shimadzu) durch Einspritzen einer Gasprobe von 0,5 ml und Detektion der Methanmenge mit Flammenionisationsdetektor (FID) (CASPER 1992).

Für die **taxonomische Bestimmung des Phytoplanktons** wurden 150-200 ml Wasser mit Lugol'scher Lösung fixiert. Zwei Unterproben wurden in Sedimentationskammern von 10 bzw. 25 cm³ Volumen angesetzt und bis zur vollständigen Sedimentation 24 h exponiert. Anschließend wurden die Phytoplanktonarten unter einem Umkehrmikroskop bei 100 bis 400-facher Vergrößerung bestimmt und gezählt (UTERMÖHL 1958). Die Berechnung der Biomasse erfolgte unter Annahme einer spezifischen Phytoplanktondichte von 1 g cm⁻³ und nach vereinfachten geometrischen Formen (UTERMÖHL 1958).

Das **Zooplankton** wurde mit einem Schließnetz (0,237 m² Öffnung, 1 m Länge, 90 µm Maschenweite, Hydrobios) in vertikalen Netzzügen von 6,5 m bis zur Oberfläche gefangen. Die Proben wurden sofort durch Zugabe von 4%igem Formaldehyd-Zucker-Gemisch fixiert (HANEY & HALL 1973) und später im Labor ausgewertet. Die qualitative und quantitative Auswertung umfasste das Crustaceenplankton. Die Individuen wurden bis zur Gattung bestimmt. Für die Abundanzbestimmung wurden drei Unterproben am Umkehrmikroskop bei 60-facher Vergrößerung ausgezählt. Die Biomasse des Crustaceenplanktons wurde nach BOTTRELL et al. (1976) kalkuliert und in Kohlenstoffmenge nach WINBERG et al. (1971) umgerechnet. In den entsprechenden Abbildungen werden die Gruppen *Daphnia* sp., kleine Cladocera (*Bosmina* sp., *Ceriodaphnia* sp. und *Diaphanosoma* sp.), Calanoida (*Eudiaptomus lacustris*) und Cyclopoida (*Cyclops* sp. *Mesocyclops* sp. und *Thermocyclops* sp.) unterschieden.

Für die **Berechnung des Filtrationspotenzials** der jeweiligen Gruppen wurden Literaturergebnisse benutzt. Das Filtrationspotenzial der Cladoceren wurde mittels einer Regressionsgleichung in Abhängigkeit von der Körperlänge der Organismen berechnet (KNOECHEL & HOLTBY 1986). Für die Berechnung des Fraßdruckpotenzials (weiter als Filtrationspotenzial genannt) der calanoiden und cyclopoiden Copepoden wurden empirisch bestimmte Grazing-Raten verwendet (KNISELY & GELLER 1986).

Messung der Sedimentation

In jedem Enclosure wurden vier zylindrische Sedimentationsfallen (8,5 cm Durchmesser, 85 cm lang, IGB) 1 m über der Sedimentoberfläche, gemessen von der Oberkante, exponiert. Jede Falle hatte am unteren Ende einen austauschbaren Becher, in dem sich das sedimentierte Material ansammelte. Die Becher wurden alle sieben Tage ausgetauscht. Damit lag die mittlere Aufenthaltsdauer des sedimentierten Materials in der Falle bei 3,5 Tagen. Aus jedem Enclosure wurde das frische Material aus den vier Sedimentfallen vereinigt, so dass eine integrierte Probe je Enclosure und Termin vorhanden war. Die Becherinhalte wurden bei 600 Umdrehungen/Min. 10 Minuten lang zentrifugiert. Das überstehende Wasser wurde verworfen, das Material bei -20 °C eingefroren und anschließend bei -20 °C und 0,250 mbar im Vakuum gefriergetrocknet. Der Trockenmasserückstand (TM) wurde in Sedimentationsraten des partikulären Materials umgerechnet. Im getrockneten Material wurden POC (POC_{SedMat}) und TP (TP_{SedMat}) bestimmt.

Für die **Bestimmung von POC_{SedMat}** wurden 1-2 mg des sedimentierten Materials eingewogen und bei 1200° C verbrannt. Die Menge des entstandenen Kohlendioxides wurde dann mit Hilfe eines Infrarotabsorption-Verfahrens (multi C/N 3100 mit integriertem Feststoffmodul HT1300, Analytik Jena AG) gemessen und in Kohlenstoffkonzentration umgerechnet. Die Proben für POC-Bestimmung wurden vor der Verbrennung mit 10% HCl angesäuert und bei 60 °C vollständig getrocknet, um die anorganischen Kohlenstoffverbindungen auszutreiben.

Für die **TP-Bestimmung** im sedimentierten Material (TP_{SedMat}) wurde 1-2 mg Trockenmaterial eingewogen, mit 10 ml Kaliumperoxodisulfat-Lösung aufgeschlossen (im Autoklaven 134 °C, 30 Min.) und als SRP nach oben beschriebener Methode gemessen.

Im Jahr 2007 wurden zusätzlich die **P-Bindungsformen** im sedimentierten Material bestimmt. Zu diesem Zweck wurden von jeder frischen Probe 20% der Masse abgenommen und separat eingefroren. Nach dem Ende des gesamten Experiments wurden diese aus dem jeweiligen Enclosure stammenden Teilproben zusammengefügt. In der entstandenen Gesamtprobe wurden dann P-Fractionen nach PSENNER et al. (1984) modifiziert nach HUPFER et al. (1995) bestimmt. Dabei wurden mit verschiedenen Extraktionsmitteln sechs P-Bindungsformen stufenweise fraktioniert (Tab. 2-3).

Das restliche Material wurde bei den Experimenten zum anaeroben und aeroben Abbau des sedimentierten Materials verwertet (Kap. 2.4).

Sedimentproben

Zum Ende des Experiments wurden in der obersten 0-1 cm Sedimentschicht **P-Bindungsformen** bestimmt. Zu diesem Zweck wurden aus jedem Enclosure jeweils 3-5 Sedimentkerne mit einem Uwitec-Sampler entnommen. Die 0-1 cm Sedimentschicht wurde entweder im Labor innerhalb einer Stunde (Jahr 2005) oder vor Ort (2006 und 2007) von den Kernen abgetrennt, und kühl und dunkel ins Labor transportiert. Die Bestimmung von P-BD erfolgte nach einem sequentiellen Extraktionsverfahren von PSENNER et al. (1984) modifiziert nach HUPFER et al. (1995) (Tab. 2-3) innerhalb von 48 h nach den Probenahmen.

Tab. 2-3: Bezeichnung und Charakteristik der Phosphorbindungsformen (P-BF) sowie eine kurze Beschreibung des Extraktionsverfahrens nach PSENNER et al. (1984) modifiziert nach HUPFER et al. (1995).

Bezeichnung	Charakteristik	Extraktionsverfahren
NH ₄ -Cl-TP	Im Porenwasser gelöste und labil adsorbierte Phosphate, sofort verfügbarer P	0,5 h mit 1 M NH ₄ Cl
BD-TP	An Eisen (Fe) und Mangan (Mn) gebundene Phosphate, redox sensibler P	0,5 h mit 0,11 M Na ₂ S ₂ O ₄ /NaHCO ₃ bei 40 °C
NaOH-SRP	An Metall (Al, Fe)-Oxide gebundene Phosphate, basenlöslicher P	16 h mit 1 M NaOH
NaOH-NRP	Organisch gebundener P (in Mikroorganismen, Detritus, Huminstoffen)	Nicht reaktiver P nach der Extraktion mit 1 M NaOH
HCl-TP	Säurelösliche Phosphate (Calcit, Apatit)	16 h mit 0,5 M HCl
Rest-P	Refrakterer Phosphor	Nicht reaktiver P nach der Extraktion mit 0,5 M HCl

2.4 Laborversuche zum mikrobiellen Abbaupotenzial des sedimentierten Materials

Versuche zum aeroben Abbau des sedimentierten Materials

Das aerobe Abbaupotenzial des Materials wurde mittels des biologischen Sauerstoffbedarfs innerhalb von 10 Tagen (240 h) ermittelt (BSB₁₀). Zu diesem Versuch wurde das sauerstoffreiche Wasser des Dagowsees benutzt. Zu einem definierten Volumen (428 ml) des vorfiltrierten Seewassers (3 µm, Membranfilter, Satorius) wurde eine definierte Menge des trockenen sedimentierten Materials zugegeben (30±1 mg). Die Menge des benötigten Wassers und des Materials wurden anhand von Vorversuchen ermittelt. Der Sauerstoffverbrauch wurde in jeder Probe alle zwei Stunden mittels einer manometrischen Methode gemessen (BSB-System, OxiDirect, Aqualytic). Bei dieser Methode wurde das entstandene Kohlendioxid in Natronlauge chemisch gebunden, was eine entsprechende Druckabnahme bewirkte. Aus den Druckunterschieden wurde die Sauerstoffmenge errechnet, die zur Oxidation der Wasserinhaltsstoffe benötigt wurde. Die Nitrifikation, die ebenfalls zu O₂-Zehrung führte, aber nicht als Abbau des Materials zu betrachten war, wurde mittels eines Nitrifikationshemmers (Nitrifikationshemmer[®], OxiDirect, Aqualytic) unterdrückt. Da das BSB-Gerät über sechs Messplätze verfügte, wurde bei jeder Messung eine Kontrolle – vorfiltriertes Seewasser ohne Material – mitgeführt. Die Kontrolle diente dazu den Blindwert des vorfiltrierten Seewassers zu bestimmen um die BSB-Werte zu korrigieren. Alle Proben wurden bei einer konstanten Temperatur von 20 °C im Dunkeln inkubiert.

Der BSB₁₀ des sedimentierten Materials wurde in jeder Probe nur einmal bestimmt, da die Vorversuche zum BSB eine sehr gute Übereinstimmung der Parallelen ergaben (Abb. 2-3). Ihre Standardabweichungen überschritten grundsätzlich nicht den Bereich der Messgenauigkeit des Gerätes, die 1 mgO₂ L⁻¹ betrug (Bereich zwischen BSB+1 und BSB-1 in der Abb. 2-3). Die Variationskoeffizienten lagen immer unter 5%.

Insgesamt wurden 56 Proben des sedimentierten Materials auf BSB₁₀ untersucht.

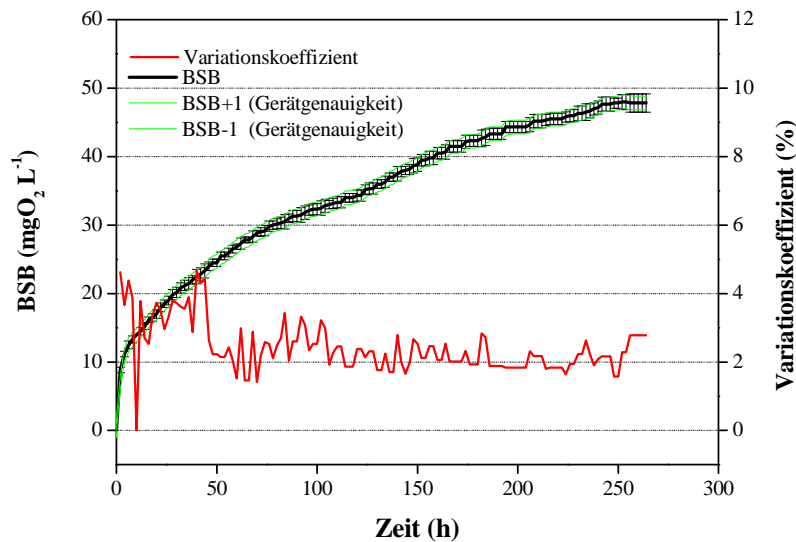


Abb. 2-3: Ergebnisse der BSB-Messung von Sestonproben aus den Enclosures (BSB). In Schwarz sind Mittelwerte ($n=6$) mit den Standardabweichungsbalken; in grün sind die Messfehler, und in rot die Variationskoeffizienten dargestellt.

Vorversuche zum anaeroben Abbau des sedimentierten Materials

Bevor Versuche zum anaeroben Abbau des sedimentierten Materials begannen, wurde eine geeignete Methodik zur Inkubationszeit und Messung des Methans erarbeitet. Aufgrund der geringen Mengen des sedimentierten Materials in den Sedimentationsröhren wurden für die Vorversuche gefriergetrocknete Sestonproben aus 7 m Tiefe der Enclosures verwendet. Sechs Proben mit dem Sestonmaterial und frischem Sediment aus dem Dagowsee wurden verschlossen und 57 Tage lang bei 20 °C inkubiert. Doppelte Messungen des Methans, Kohlenstoffdioxids und Sauerstoffs erfolgten während der ersten 12 Tage alle 24 Stunden. Danach wurde an den Tagen 14, 34 und 57 gemessen. Während dieses Versuches erreichte die Methankonzentration nach drei Tagen das Maximum. Anschließend nahm sie schnell ab (Abb. 2-4). Gleichzeitig nahmen die CO_2 - und O_2 -Konzentrationen kontinuierlich zu. Beide Messgrößen erreichten nach etwa 12 Tagen eine Sättigungskonzentration, die bis zum Ende des Experiments (Tag 57) nahezu unverändert blieb. Die Zunahme des Sauerstoffs ließ vermuten, dass Luft ins Flaschenvolumen eingedrungen war. Der Anstieg der Sauerstoffkonzentration war für die Methanoxidation und Hemmung der Methanproduktion verantwortlich.

Die Überprüfung von verschiedenen Varianten der Inkubationszeit, der Anzahl und des Volumens der Beprobungen zeigte die Notwendigkeit eines Zwischenschrittes für die ungestörte Methanproduktion in den Inkubationsflaschen. Das vollständige Austauschen des Gasgemischvolumens nach jeder Messung durch die Stickstoffbegasung erwies sich als sichere Lösung, um die sauerstofffreien Bedingungen für die Methanproduktion zu gewährleisten.

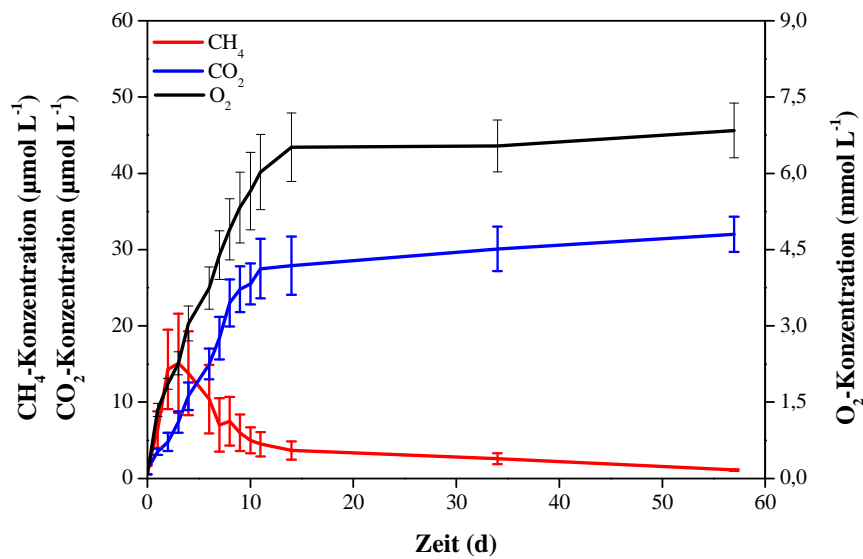


Abb. 2-4: Verlauf der Konzentrationen von Methan (CH₄), Sauerstoff (O₂) und Kohlendioxid (CO₂) in Flaschen mit dem Seston aus den Enclosures (n=6) während des Vorversuchs zum anaeroben Abbau.

Versuche zum anaeroben Abbau des sedimentierten Materials

Das anaerobe Abbaupotenzial des sedimentierten Materials wurde anhand der Methanproduktion gemessen. Da die Methanproduktion im Sediment stattfindet, wurde für die Experimente Sediment aus dem Dagowsee als Inokulum benutzt. Zu diesem Zweck wurden am Ende der Sommerstagnation die 0-2 cm Sedimentschichten von sieben Sedimentkernen aus dem Profundal genommen, die eine intakte Gemeinschaft aller an der Methanproduktion beteiligten Mikroorganismengruppen enthielten (CASPER 1996, GLISSMANN et al. 2004, CHAN et al. 2005). Die Proben wurden kühl, dunkel und luftblasenfrei für die Abbauxperimente aufbewahrt.

In 12 ml Inkubationsflaschen wurde ca. 2,5 g ($\pm 0,05$ g) des frischen Sedimentes eingewogen und 1-2 Stunden mit N₂ begast, um das vorhandene Methan aus dem Sediment auszutreiben. Danach wurde in jede Inkubationsflasche ca. 5,0 mg ($\pm 0,40$ mg) von einer Probe des getrockneten sedimentierten Materials aus den Enclosureexperimenten zugegeben. Parallel dazu wurden Kontrollen, die nur Sediment enthielten, vorbereitet. Sie dienten der Ermittlung der Methanproduktion in den Sedimenten ohne Substratzugabe. Jede Probe wurde in doppelter Ausführung vorbereitet. Die Flaschen wurden mit septumtragenden Kapseln verschlossen. Das Gasgemischvolumen in den Flaschen wurde mittels Stickstoffbegasung vollständig ausgetauscht. Anschließend wurden die Flaschen dunkel bei 20 °C inkubiert. Die Methankonzentration wurde nach festen Zeitabständen (alle 8 Stunden) 4 bis 5 Mal im Gasvolumen jeder Probe doppelt gemessen. Die ermittelten Methankonzentrationen, korrigiert für die Werte aus den Sedimenten, wurden dann in Methanbildungsraten je Trockenmasseeinheit des sedimentierten Materials (MBR, mmolCH₄ gTM⁻¹d⁻¹) umgerechnet.

Nach jeder Messung wurde jede Probe erneut mit Stickstoff begast, um das gesamte Gasvolumen in den Flaschen vollständig auszutauschen. Anschließend wurde jede Flasche gasdicht verschlossen.

Insgesamt wurde das Methanbildungspotenzial des sedimentierten Materials in 60 Proben gemessen.

2.5 Statistische Datenauswertung

Die statistische Auswertung der erhobenen Daten erfolgte mit dem Programm SPSS 14.0 für Windows (SPSS. Inc.). Als Signifikanzgrenze wurde bei allen statistischen Verfahren eine Irrtumswahrscheinlichkeit von $p=0,05$ angenommen.

Die Analyse der Temperaturunterschiede zwischen den Beobachtungsjahren 2006 und 2007 erfolgte mittels einer Kovarianzanalyse (ANCOVA) mit den einzelnen Temperaturwerten aus jedem Enclosure als Replikaten ($n=4$) und den julianischen Tagen als Kovariate.

Die Analyse der Temperaturunterschiede zwischen den Enclosures während der Experimente erfolgte mittels des Variationskoeffizienten. Er ist ein relatives Streuungsmaß und erlaubt den direkten Vergleich der Unterschiede zwischen den Temperaturen aller Enclosures, die zum gleichen Zeitpunkt und in gleicher Tiefe auftraten. Der Variationskoeffizient wurde als Quotient aus der Standardabweichung und dem Mittelwert der Temperatur jeweils aus jeder Tiefe, jedem Enclosure und zu gleichem Zeitpunkt errechnet und in Prozent angegeben.

Da die Varianten keine Parallelen im engeren Sinne hatten, sondern in drei verschiedenen Jahren getestet wurden, wurde für den Vergleich der jeweiligen Kriterien zwischen den Varianten der nicht parametrische Wilcoxon-Test verwendet.

Tests auf signifikante Korrelationen wurden mit Hilfe der Pearson-Korrelationsanalyse durchgeführt.

Daten für die Regressionsanalysen wurden auf Normalverteilung (Smirnov-Kolmogorov-Test) und Autokorrelation der Residuen (Durbin-Watson-Test) geprüft.

3 Ergebnisse

3.1 Vergleich der Untersuchungsjahre und der Enclosures im Hinblick auf die Temperaturverteilung im Wasser

Die Experimente wurden während der thermischen Schichtung des Sees durchgeführt. Abbildung 3-1 zeigt die thermischen Verhältnisse in den drei Untersuchungsjahren am Beispiel eines Enclosures. In allen Jahren waren deutliche vertikale Temperaturgradienten zu beobachten. Abgesehen vom Jahr 2005, in dem das Experiment erst im Juli begann, zeigte der Temperaturverlauf einen schnellen Anstieg an der Oberfläche von ca. 14 auf 25 °C. Die Thermokline umfasste den Tiefenbereich von 2 bis 6 m am Anfang und von 5 bis 8 m gegen Ende der Experimente in allen Jahren. In der tiefsten Wasserschicht der Enclosures wurde ein kontinuierlicher Temperaturanstieg durchschnittlich um 1 °C pro Monat im saisonalen Verlauf aller Experimente beobachtet.

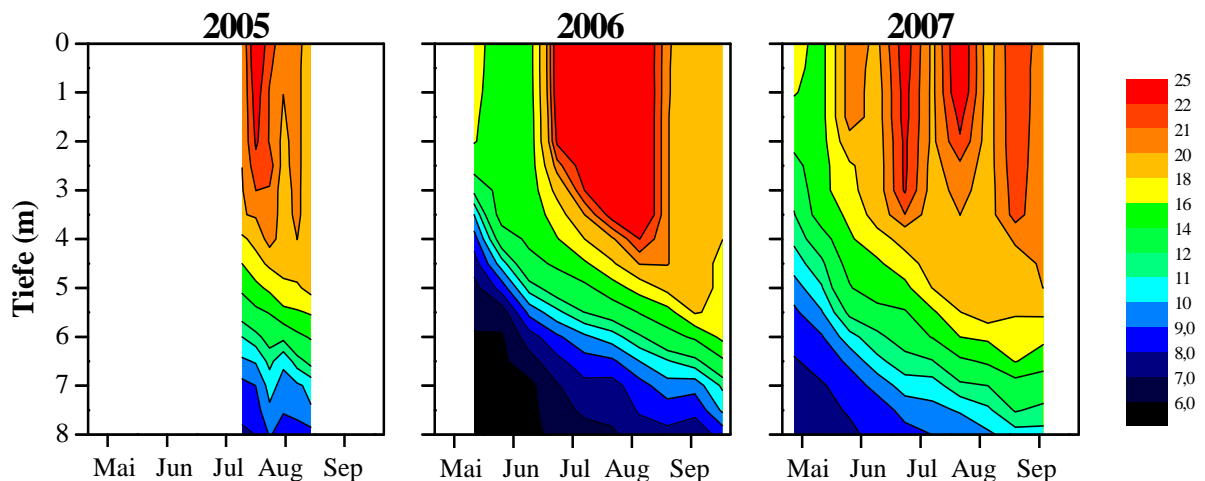


Abb. 3-1: Verlauf der Temperatur in den drei Untersuchungsjahren dargestellt am Beispiel der -F/+N Variante.

Die drei Untersuchungsjahre unterschieden sich deutlich bezüglich ihres Temperaturverlaufes im Epilimnion und in der tiefsten Zone (bei 8 m) (Abb. 3-2). Im Frühjahr 2007 erwärmte sich das Epilimnion etwa zwei Wochen früher als im Vorjahr, aber Ende Juni glichen sich die Werte an (Abb. 3-2A). Im weiteren Verlauf (von Anfang Juli bis Mitte August) waren dagegen die epilimnischen Temperaturen 2-3 °C höher im Jahr 2006 als 2007. Der gemittelte Temperaturverlauf der gesamten Schichtungsperiode der Jahre 2006 und 2007 war jedoch nicht

signifikant unterschiedlich (ANCOVA: $df=1/17$, $F=0,188$, $p=0,670$). In 2005 lagen die mittleren Temperaturen zwischen den Werten der Jahre 2006 und 2007.

Die Temperatur über dem Sediment nahm in allen drei Untersuchungsjahren im saisonalen Verlauf graduell zu (Abb. 3-2B). In den Jahren 2006 und 2007 betrug die saisonale Zunahme $2\text{ }^{\circ}\text{C}$, wobei auch deutliche Temperaturunterschiede zwischen den Beobachtungsjahren gefunden wurden. Der Temperaturverlauf des Jahres 2007 lag um etwa $1\text{ }^{\circ}\text{C}$ höher als der des Jahres 2005 und um etwa $2\text{ }^{\circ}\text{C}$ höher als der des Jahres 2006 (für 2006 statistisch signifikant: ANCOVA: $df=1/17$ $F=659,5$; $p<0,001$).

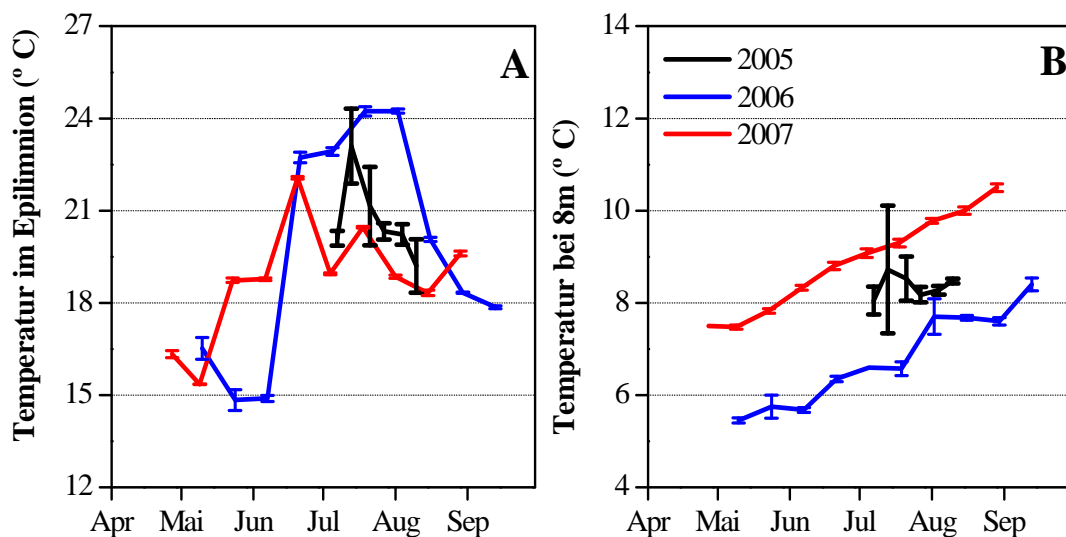


Abb. 3-2: Verlauf der Temperatur im Epilimnion (A) und in 8 m Tiefe (B) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre. Punkte sind Mittelwerte aus den Enclosures ($n=4$) mit Standardabweichungen.

Die Temperaturmessungen in den Enclosures dienten neben der Bestimmung des Epi- und Hypolimnions auch dem Vergleich der physikalischen Bedingungen zwischen den Enclosures im saisonalen Verlauf. Zu diesem Zweck wurden die Variationskoeffizienten als relatives Maß der Unterschiedlichkeit (hohe Werte) bzw. der Ähnlichkeit (geringe Werte) der thermischen Bedingungen zwischen den Enclosures in jedem Beobachtungsjahr benutzt. Im Durchschnitt unterschieden sich die Messwerte um 2% in 2006 und 2007 während sie in 2005 bis 4% in 2005 betrugen (Abb. 3-3). Die Diskrepanz in den Variationskoeffizienten zwischen 2005 und den anderen Untersuchungsjahren entstand durch verschiedene vertikale Verteilung der Temperaturen in den Enclosures nach ihrer künstlichen Belüftung im Jahr 2005. Diese Effekte traten zwei Wochen auf und nach dieser Zeit hatten die Temperaturen einen vergleichbaren Verlauf in allen Enclosures. Man kann daher annehmen, dass die thermischen Bedingungen zwischen den Enclosures in den jeweiligen Jahren nahezu identisch waren.

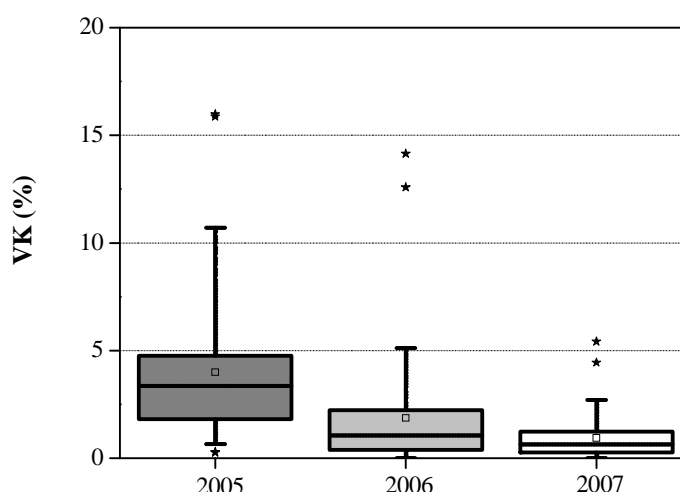


Abb. 3-3: Zusammenstellung der Variationskoeffizienten (VK) für die Temperaturmessungen in drei Untersuchungsjahren. Die VK wurden aus den Temperaturmittelwerten und Standardabweichungen jeweils für jede Tiefe und jeden Termin aus allen Enclosures ermittelt (2005: n=90; 2006: n=170, 2007: n=170). Der untere und obere Rand der Box sind das 25/75%-Quartil. Die Whisker sind das 5/95%-Perzentil. Die Sterne (★) sind Werte außerhalb des 5/95%-Perzentil-Bereiches.

3.2 Effekte der Nährstoffe und der Nahrungsnetzstruktur auf biotische und abiotische Kriterien im Epilimnion

3.2.1 Veränderungen der Phosphorkonzentrationen im Epilimnion

Phosphor war eine der Steuergrößen in den Experimenten. Zu Beginn der drei Untersuchungsjahre lagen die TP-Konzentrationen bei 180 bis 750 mg m⁻³ in den +N Varianten und bei 30 bis 60 mg m⁻³ in den -N Varianten. Damit hatten die beiden +N Varianten eine 6- bis 14-fach höhere TP-Konzentrationen als die -N Varianten (Tab. 3-1).

Tab. 3-1: TP- und SRP-Konzentrationen (mg m⁻³) im Epilimnion der Versuchsvarianten zu den ersten Probenahmeterminen nach der Nährstoffzugabe in den drei Untersuchungsjahren.

	07.07.2005		21.06.2006		23.05.2007	
	SRP	TP	SRP	TP	SRP	TP
-F/+N	573	723	668	708	160	200
-F/-N	3	41	42	53	11	32
+F/-N	18	63	10	42	4	31
+F/+N	217	752	381	459	124	179

Eine Übersicht über den saisonalen Verlauf der TP- und der SRP-Konzentrationen im Epilimnion ist in der Abb. 3-4 dargestellt. Generell nahmen die TP-Konzentrationen nach den Nährstoffzugaben mit der Zeit ab und gegen Ende der Experimente stiegen sie in fast allen Fällen mehr oder weniger stark an. Besonders hohe Abnahmen der TP-Konzentrationen fanden 2006 in den -F/+N und +F/+N Varianten statt. Sie betrugen entsprechend 50 und 30 $\text{mgP m}^{-2} \text{d}^{-1}$ und machten damit entsprechend 38 und 53% den relativen TP-Verluste aus dem Epilimnion aus (Tab. 3-2). Im Jahr 2005 wurden in beiden oben genannten Varianten ähnliche TP-Austragsraten ermittelt, dagegen waren sie im Jahr 2007 in etwa um den Faktor 10 geringer.

In den beiden -N Varianten nahmen die TP-Konzentrationen bis Mitte August im Jahr 2006 sowie bis Mitte Juli im Jahr 2007 kontinuierlich ab. Die TP-Austragsraten waren ähnlich in den beiden -N Varianten und ca. 1,5mal höher im Jahr 2006 ($3,9\text{--}4,0 \text{ mgPm}^{-2}\text{d}^{-1}$) im Vergleich zum Jahr 2007 ($2,0\text{--}2,7 \text{ mgPm}^{-2}\text{d}^{-1}$). Die hohen Anstiege der TP-Konzentrationen im August 2007 sind ursächlich durch die zusätzliche Phosphorzugabe entstanden. In den beiden anderen Jahren wurden ebenfalls Zunahmen der TP-Konzentrationen gemessen, jedoch fielen diese deutlich geringer aus als im Jahr 2007.

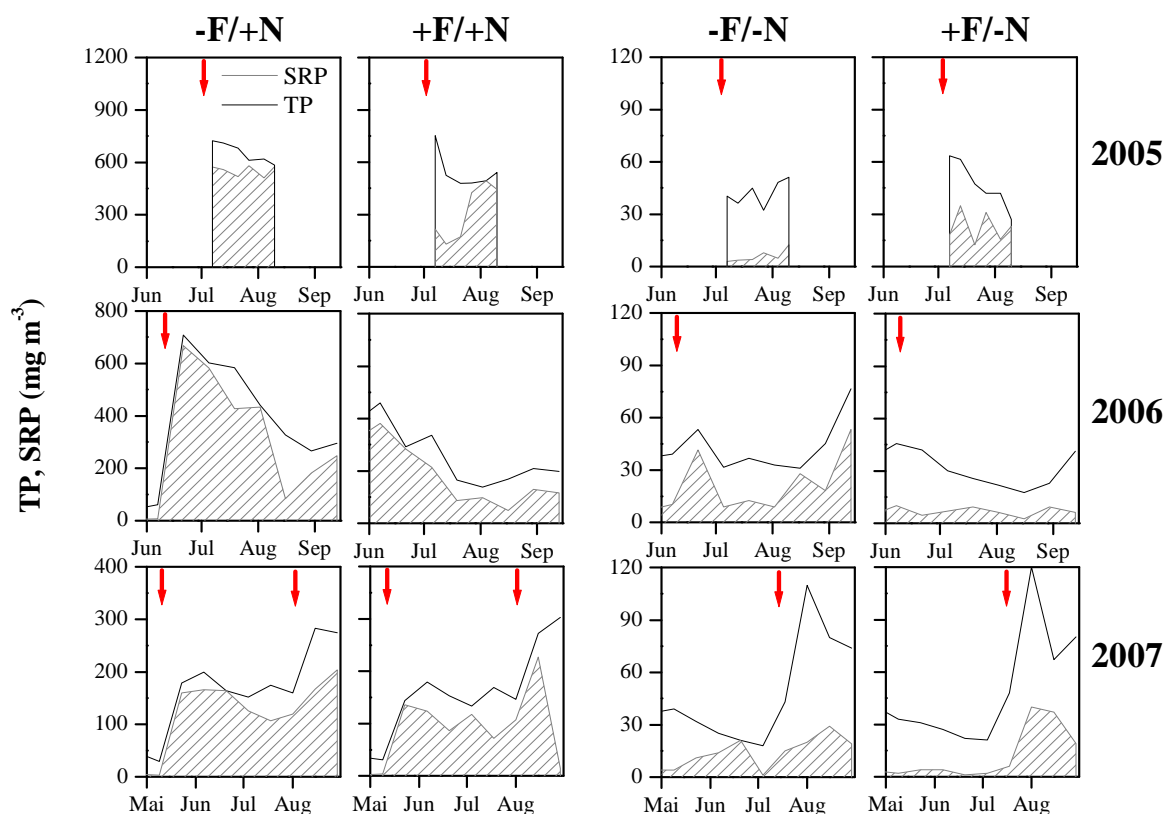


Abb. 3-4: Verlauf der SRP (schraffiert)- und TP-Konzentrationen im Epilimnion der Versuchsvarianten in den drei Untersuchungsjahren. Die roten Pfeile markieren die P-Zugaben während der Experimente (Unterschiedliche Skalierung beachten).

Die absoluten TP-Austragsraten aus dem Epilimnion waren in den +N Varianten innerhalb eines Untersuchungsjahres immer höher als in den -N Varianten. Das war am deutlichsten in den Jahren 2005 und 2006 (Tab. 3-2). Weiterhin waren in den Jahren 2006 und 2007 die TP-Austragsraten in den -F Varianten systematisch höher im Vergleich zu den +F Varianten gleicher Nährstoffkonzentrationen. Von diesem Muster wichen die Werte des Jahres 2005 ab, in dem höhere TP-Austragsraten in den +F Varianten verzeichnet wurden.

Tab. 3-2: Durchschnittliche absolute ($\text{mgP m}^{-2} \text{d}^{-1}$) und relative (%) TP-Verluste aus dem Epilimnion der Versuchsvarianten in den drei Untersuchungsjahren. Für die Berechnung wurden Zeiträume ausgewählt, in denen keine Nährstoffzugaben stattfanden und die Nachlieferung des Phosphors aus dem Hypolimnion weitgehend ausgeschlossen war (2005: 7.Jul.-10.Aug.; 2006: 21.Jun.-02.Aug.; 2007: 23.Mai-04.Jul.).

	Absolute TP-Verluste			Relative TP-Verluste		
	$(\text{mgP m}^{-2} \text{d}^{-1})$			(%)		
	2005	2006	2007	2005	2006	2007
Nährstoffreiche Varianten						
-F/+N	32,7	52,1	5,3	19,2	37,7	15,1
+F/+N	49,6	30,4	2,8	28,0	53,2	8,1
Nährstoffarme Varianten						
-F/-N	-2,5	4,0	2,7	-26,4	38,4	43,8
+F/-N	8,6	3,9	2,0	57,7	48,1	32,3

Der zeitliche Verlauf der SRP-Konzentrationen ergab kein homogenes Bild. Es wurden sowohl mehr oder weniger kontinuierliche Abnahmen (-F/+N und +F/+N im Jahr 2006) als auch Zunahmen (+F/+N und -F/-N im Jahr 2005) verzeichnet. In anderen Fällen schwankten die SRP-Konzentrationen während der Experimente stark. In der Abb. 3-4 ist zu sehen, dass durch die Nährstoffzugabe eine P-Limitation in den Enclosures ausgeschlossen war.

3.2.2 Entwicklung des Crustaceenplanktons

Biomasse. Am Anfang der Experimente in den Jahren 2006 und 2007 war die Gesamtbiomasse des Crustaceenplanktons verhältnismäßig gleich in allen Enclosures (Abb. 3-5). Sie variierte von 149 bis 216 mgC m^{-3} im Jahr 2006 bzw. von 96 bis 216 mgC m^{-3} im Jahr 2007. Der Fischbesatz führte zu einer schnellen Abnahme der Crustaceenbiomasse innerhalb von 2 bis

4 Wochen in den +F Varianten. Im Jahr 2005 waren die Fische schon zu Beginn des Experimentes vorhanden, deshalb waren deutliche Effekte der manipulierten Nahrungskette in der Zooplanktonbiomasse sofort sichtbar. Im weiteren saisonalen Verlauf lagen die Biomassen des Crustaceenplanktons der Versuchsvarianten ohne Fische (-F) in den meisten Fällen über denen mit Fischbesatz (+F). In allen Jahren wurden signifikante Unterschiede zwischen diesen Ansätzen festgestellt (Wilcoxon: 2005: $p=0,028$, $n=12$; 2006: $p<0,001$, $n=18$; 2007: $p<0,001$, $n=18$). Im Durchschnitt waren die Zooplanktonbiomassen der -F Varianten 1,5- (2005), 1,7- (2006) und 1,7-2,5- (2007) fach höher.

Im saisonalen Verlauf variierten die Crustaceenbiomassen in den -F Varianten auch stärker als in den +F Varianten. Sie erreichten zwei Maxima: Mitte Juni und Mitte August im Jahr 2006, sowie Mitte Mai und Ende Juli im Jahr 2007. Aufgrund der kurzen Dauer des Experimentes im Jahr 2005 wurde ein hoher Anstieg der Biomasse nur Ende Juli beobachtet. In den beiden +F Varianten wies die Crustaceengemeinschaft nach der Fischzugabe keine stärkere Entwicklungen der Biomassen auf.

Im Hinblick auf die Nährstoffkonzentrationen (+N vs. -N Varianten) zeigten die Biomassen des Crustaceenplanktons in den +F Varianten keine deutlichen Unterschiede. In den -F Varianten dagegen waren sie in der nährstoffreichen Variante (-F/+N) meistens höher als in den nährstoffarmen Varianten (-F/-N). Signifikante Unterschiede zwischen diesen Varianten wurden jedoch nur im Jahr 2007 festgestellt (Wilcoxon: $p=0,018$, $n=9$).

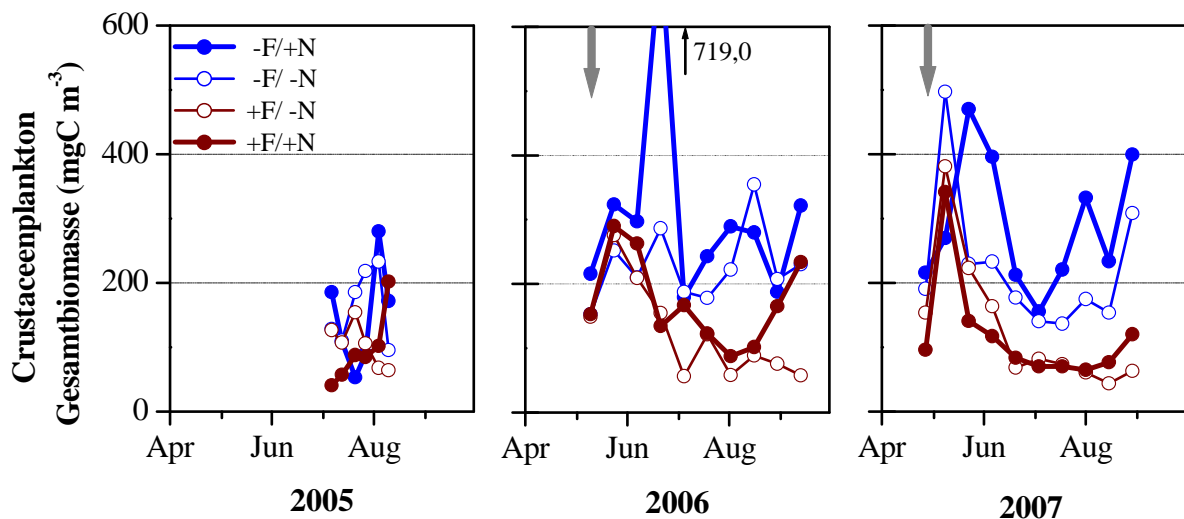


Abb. 3-5: Saisonaler Verlauf der Biomasse des Crustaceenplanktons in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre. Graue Pfeile markieren den Fischeinsatz in den +F Varianten in den Jahren 2006 und 2007. Im Jahr 2005 waren die Fische bereits in den +F Enclosures vorhanden.

Taxonomische Zusammensetzung. Bei der Auswertung der taxonomischen Zusammensetzung wurde das Crustaceenplankton in vier Gruppen unterteilt: Daphnien, kleine Cladocera, Calanoida und Cyclopoida. Die Entwicklung aller diesen Gruppen wurde durch die An- bzw. Abwesenheit der Fische stark geprägt.

Die Fische reduzierten die *Daphnia*-Biomassen in den +F Varianten in allen Jahren fast vollständig (Abb. 3-6). Dagegen erreichten die Daphnien in den -F Varianten viel höhere Biomassen, besonders im Juni in den Jahren 2006 und 2007. Allerdings fielen ihre Bestände nach diesen saisonalen Maxima stark ab und traten erst wieder am Ende der Schichtungsperiode in größeren Mengen auf. Im Jahr 2006 betrug die maximale *Daphnia*-Biomasse 135 mgC m^{-3} in der -F/+N Variante und 64 mgC m^{-3} in der -F/-N Variante. Im Jahr 2007 waren die maximalen Biomassen mit 235 mgC m^{-3} und 190 mgC m^{-3} deutlich höher. Damit zeigte die Entwicklung der Daphnien signifikante Unterschiede zwischen den Varianten mit und ohne Fische (Wilcoxon: 2005: $p=0,002$, $n=12$; 2006: $p=0,007$; $n=18$; 2007: $p<0,001$, $n=16$). Die *Daphnia*-Biomassen in den -N und +N Varianten waren nicht signifikant verschieden voneinander in den Jahren 2005 und 2006. Dagegen wurden im Jahr 2007 signifikante Unterschiede zwischen den -F/+N und -F/-N Varianten festgestellt (Wilcoxon: $p=0,017$, $n=8$).

Die Gruppe der kleinen Cladocera zeigte in den drei Jahren ebenfalls eine deutliche Reaktion auf den Fischbesatz (Abb. 3-6). Dieser Effekt war jedoch in den einzelnen Experimenten unterschiedlich. Im Jahr 2005 erreichten die Cladoceren geringere Biomassen in den -F Varianten im Vergleich zu den +F Varianten (Wilcoxon: $p=0,003$, $n=12$). Dagegen verhielt es sich in den Jahren 2006 und 2007 genau umgekehrt (Wilcoxon: 2006: $p<0,001$; $n=18$; 2007: $p=0,005$, $n=16$). Im Jahr 2006 erreichten die kleinen Cladoceren zwei Maxima: im Juni und im August, wogegen in 2007 nur das Maximum im August deutlich ausgeprägt war.

In den +F Varianten gingen die Calanoida-Biomassen in allen Beobachtungsjahren stark zurück (Abb. 3-6), während sie in den -F Varianten signifikant höher blieben (Wilcoxon: 2005: $p=0,002$, $n=12$; 2006: $p=0,018$; $n=18$; 2007: $p=0,003$, $n=16$). Außerdem waren die Calanoida-Biomassen bei den meisten Beobachtungen der Jahre 2006 und 2007 bei gleichem Fischbesatz (+F oder -F) in den nährstoffreichen Varianten höher als in den nährstoffarmen Ansätzen. Die Unterschiede zwischen der +F/-N und +F/+N Variante waren in 2006 signifikant (Wilcoxon: $p=0,018$, $n=9$).

Die einzige Zooplanktongruppe, die positiv auf den Fischbesatz reagierte, waren die Cyclopoiden. Ihre Biomassen zeigten in den Jahren 2006 (Wilcoxon $p=0,006$, $n=18$) und 2007 (Wilcoxon: $p=0,006$, $n=16$) signifikant höhere Werte in den beiden Enclosures mit Fischbesatz (Abb. 3-6). In 2005 traf dieser Trend nur auf die nährstoffarmen Varianten zu (Wilcoxon: $p=0,028$, $n=6$).

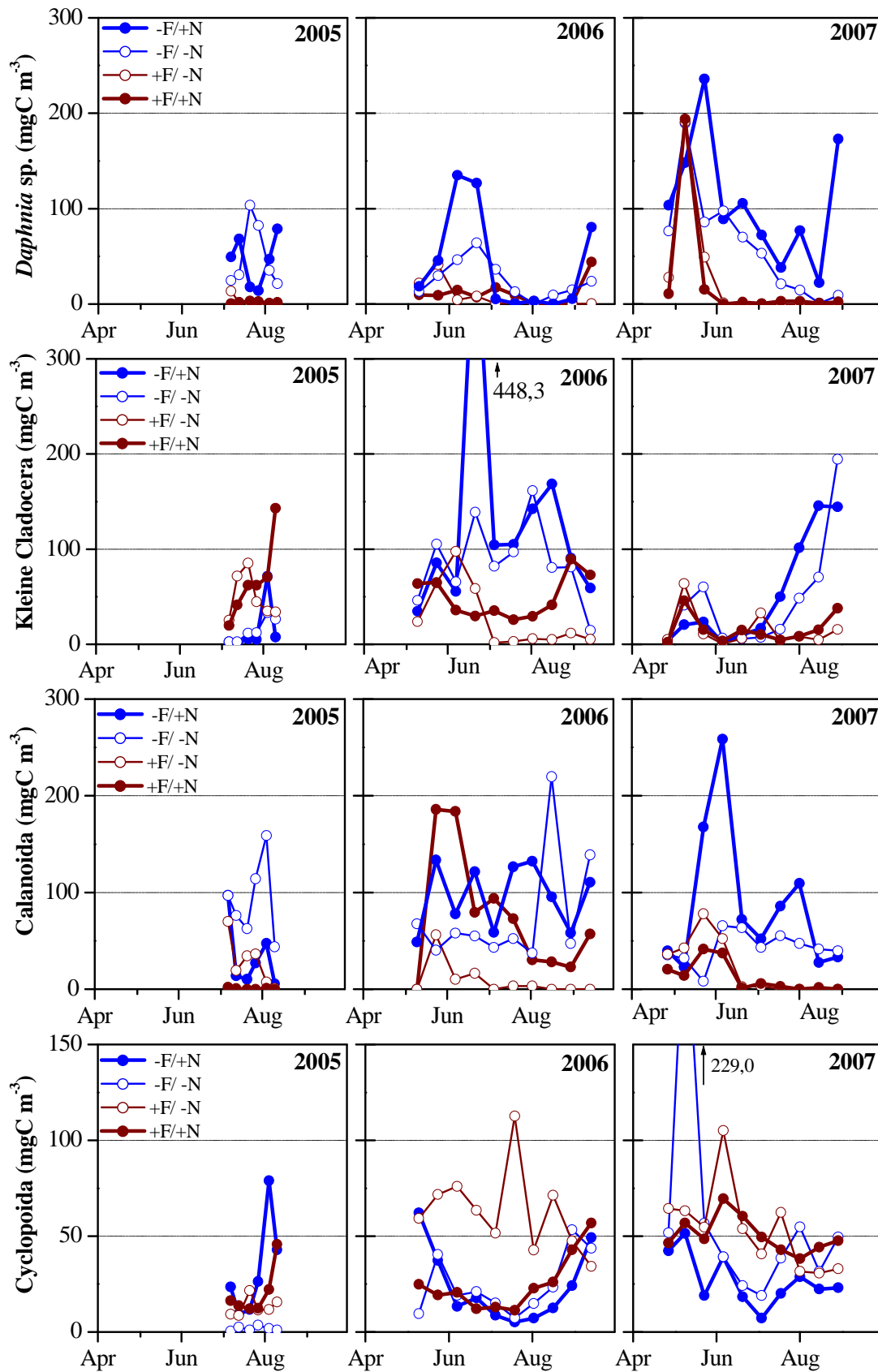


Abb. 3-6: Verlauf der Biomassen der Zooplanktongruppen in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.

Filtrationspotential des Zooplanktons. Ähnlich wie die Zooplanktonbiomasse war das kalkulierte Filtrationspotential des Zooplanktons in den -F Varianten signifikant höher als in den +F Varianten (Wilcoxon: 2005: $p=0,012$, $n=12$; $p<0,001$, $n=18$; $p<0,001$, $n=16$) (Abb. 3-7). Die Ausnahme war ein zweiwöchiger Rückgang des Filtrationspotentials Ende Juli 2005 in der -F/+N Variante. Deshalb waren die Werte in diesem Jahr nicht signifikant unterschiedlich gegenüber denen aus der +F/+N Variante (Wilcoxon: $p=0,115$, $n=8$).

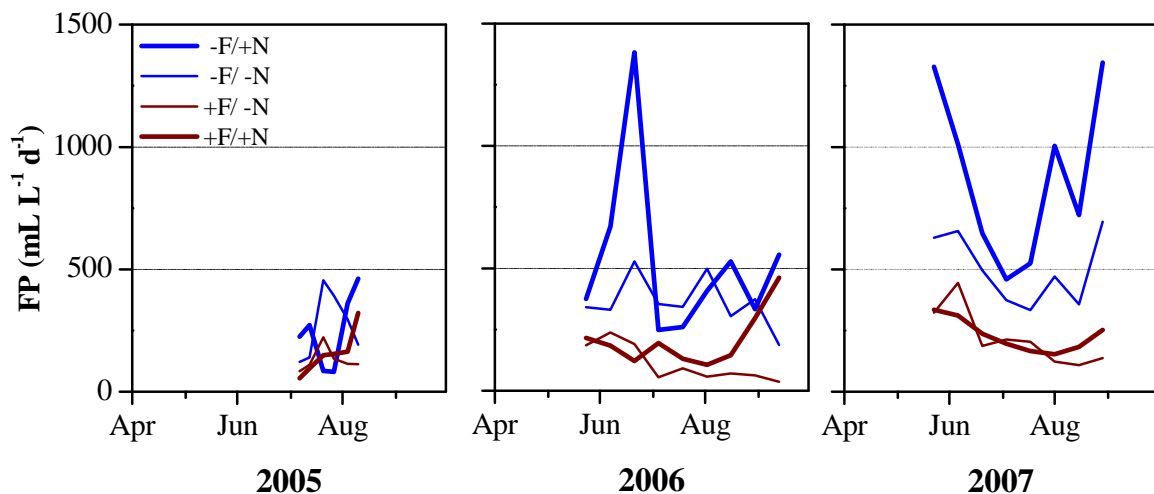


Abb. 3-7: Verlauf des kalkulierten Filtrationspotenzials (FP) für das gesamte Zooplankton in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.

Im Durchschnitt entfiel in den -F Varianten der prozentual höchste Anteil des Filtrationspotenzials auf die Daphnien (2005 und 2007) und die kleinen Cladocera (2006) (Tab. 3-3). In den +F Varianten erreichten die Gruppen der kleinen Cladocera und der Cyclopoiden die höchsten prozentualen Anteile des Filtrationspotenzials.

Der mittlere Anteil des *Daphnia*-Filtrationspotenzials war im Jahr 2005 mit 74% (-F/+N) und 70% (-F/-N) am höchsten. In den Jahren 2006 und 2007 war er deutlich geringer als im Jahr zuvor. Er betrug lediglich 30-31% in der -F/-N Variante und 26-43% in der -F/+N Variante (Tab. 3-3). Mit dem Rückgang der Filtrationsleistung der Daphnien stieg der Anteil des Filtrationspotenzials anderer Zooplanktonarten in den -F Varianten an. Besonders hohe Anteile des Filtrationspotenzials erreichten 2006 kleine Cladocera und 2007 Calanoida.

In den +F Varianten erreichten die prozentualen Anteile des Filtrationspotenzials der kleinen Cladocera im Jahr 2005 mit 80% (+F/-N) sowie 85% (+F/+N) die höchsten Werte. In diesem Jahr lagen die Anteile aller anderen Zooplanktongruppen unter 10%. Im darauf folgenden Jahr hat in beiden +F Varianten die Bedeutung der kleinen Cladocera abgenommen und die der Cyclopoiden zugenommen. Nur in der +F/+N Variante blieb der höchste Anteil des Filtrationspotenzials bei den kleinen Cladoceren. Dagegen entfiel in der +F/-N Variante im Durchschnitt der höchste Anteil des Filtrationspotenzials auf die Cyclopoiden. Im Jahr 2007 dominierte diese Gruppe in den beiden +F Varianten, wenn gleichzeitig das Filtrationspotenzial aller anderen Zooplanktongruppen unter 15% lag.

Tab. 3-3: Mittlerer relativer Anteil des Filtrationspotenzials ausgewählter Gruppen des Crustaceenplanktons (% des gesamten Filtrationspotenzials \pm SD) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre (Mittelwert: 2005: n=6; 2006: n=9; 2007: n=8). Fett markierte Werte zeigen die höchsten Potenziale innerhalb jeder Versuchsvariante und jedes Untersuchungsjahres.

	2005				2006				2007			
	-F/+N	-F/-N	+F/-N	+F/+N	-F/+N	-F/-N	+F/-N	+F/+N	-F/+N	-F/-N	+F/-N	+F/+N
<i>Daphnia</i> sp.	73,6	69,5	7,9	5,3	26,2	29,4	9,4	10,0	42,5	31,1	4,7	5,1
	$\pm 16,61$	$\pm 19,90$	$\pm 15,08$	$\pm 2,85$	$\pm 29,01$	$\pm 19,42$	$\pm 14,35$	$\pm 13,66$	$\pm 19,76$	$\pm 24,72$	$\pm 12,85$	$\pm 5,47$
Kleine Cladocera	16,8	22,0	79,5	85,4	66,3	60,9	32,0	61,5	24,0	21,1	13,8	15,0
	$\pm 16,3$	$\pm 19,96$	$\pm 16,70$	$\pm 4,34$	$\pm 29,91$	$\pm 21,04$	$\pm 21,98$	$\pm 14,06$	$\pm 24,43$	$\pm 20,90$	$\pm 12,46$	$\pm 10,68$
Calanoida	3,0	8,0	4,0	0,2	4,1	4,4	0,7	8,5	25,3	22,7	7,2	9,1
	$\pm 2,99$	$\pm 4,21$	$\pm 3,37$	$\pm 0,23$	$\pm 2,06$	$\pm 4,37$	$\pm 0,78$	$\pm 6,66$	$\pm 14,68$	$\pm 10,75$	$\pm 11,80$	$\pm 12,52$
Cyclopoida	6,6	0,4	8,6	9,1	3,3	5,2	58,0	20,1	8,2	25,0	74,3	70,7
	$\pm 5,68$	$\pm 0,16$	$\pm 3,95$	$\pm 4,92$	$\pm 3,40$	$\pm 3,89$	$\pm 29,23$	$\pm 4,71$	$\pm 3,04$	$\pm 8,46$	$\pm 19,98$	$\pm 12,56$

3.2.3 Entwicklung des Phytoplanktons

Im Epilimnion der Enclosures wurden die Konzentrationen des gesamten Chl a (Chl_{ges}) sowie der Größenfraktion $<30 \mu\text{m}$ ($\text{Chl}_{\text{a}30}$) gemessen. Im saisonalen Verlauf wurden die höchsten Chl_{ges} -Werte vorwiegend in der +F/+N Variante verzeichnet (Abb. 3-8). Die niedrigsten Chl_{ges} -Werte wurden im Jahr 2005 in der -F/-N Variante festgestellt. In den Jahren 2006 und 2007 war der saisonale Chl_{ges} -Verlauf variabler als im ersten Jahr und die niedrigsten Chl_{ges} -Werte wurden abwechselnd zwischen den -F/+N und -F/-N Varianten beobachtet. In den Jahren 2005 und 2006 wurden signifikante Unterschiede in den Chl_{ges} -Werten zwischen den +F und -F Varianten gefunden (Wilcoxon: 2005: $p=0,015$, $n=12$; 2006: $p=0,043$, $n=18$). Im Jahr 2007 waren die Chl_{ges} -Werte bis Mitte Juli in den beiden +F Varianten höher als in den -F Varianten, danach war es umgekehrt. Deshalb waren auch die Unterschiede nicht signifikant (Wilcoxon: $p=0,234$, $n=16$).

Deutliche Effekte der Nährstoffe wurden in 2005 beobachtet. Die beiden +N Varianten hatten signifikant höhere Chl_{ges} -Werte als die beiden -N Varianten (Wilcoxon: $p=0,015$, $n=12$). Im Jahr 2006 war dieser Unterschied nur zwischen der +F/+N und +F/-N Variante signifikant (Wilcoxon: $p=0,012$, $n=9$). Die Maxima der Chl_{ges} -Werte traten in den meisten Fällen im August auf.

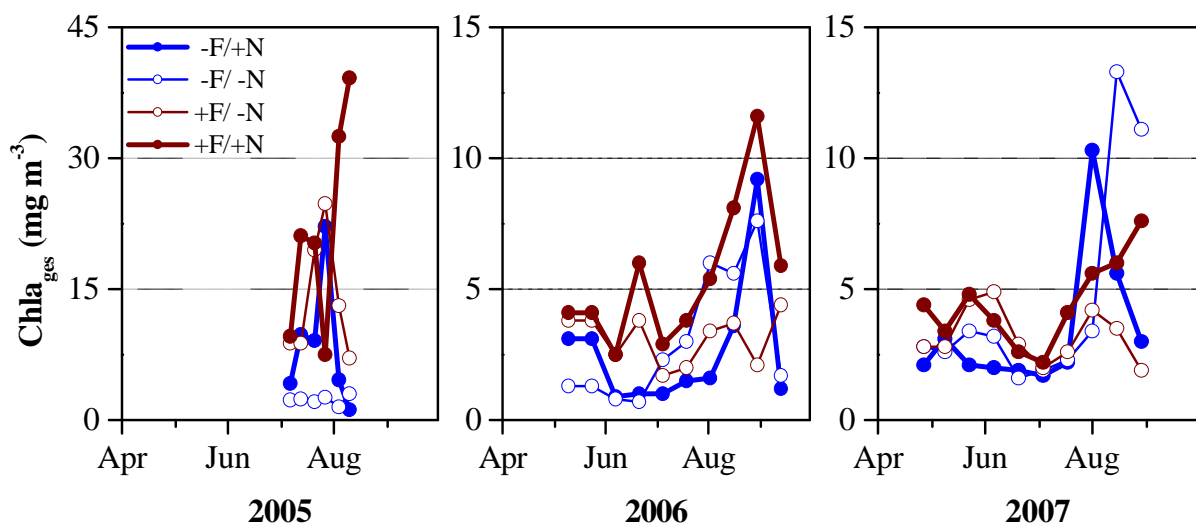


Abb. 3-8: Saisonaler Verlauf der gesamten Chl a-Konzentration ($\text{Chl}_{\text{a}_{\text{ges}}}$) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre (unterschiedliche Skalierung beachten).

Die $\text{Chl}_{\text{a}30}$ -Fraktion dominierte in allen Varianten und Beobachtungsjahren (Tab. 3-4). Generell überschreitet sie 74% in der Gesamtfraction in jeder Saison. Deshalb ähnelten die saisonalen Verläufe der $\text{Chl}_{\text{a}30}$ -Werte (Abb. 3-9) den der $\text{Chl}_{\text{a}_{\text{ges}}}$ -Werten in allen Varianten (Abb. 3-8). In den Jahren 2005 und 2006 wurden signifikante Unterschiede in der $\text{Chl}_{\text{a}30}$ -Fraktion zwischen den +F und -F Varianten gefunden (Wilcoxon: 2005: $p=0,008$, $n=12$; 2006: $p=0,028$,

n=18). Im Jahr 2005 hatten auch die beiden +N Varianten signifikant höhere Chla₃₀-Werte als die beiden -N Varianten (Wilcoxon: p=0,034, n=12).

Tab. 3-4: Mittlere prozentuale Anteile (%±SD) der Chlorophyll a Fraktion < 30 µm am gesamten Chlorophyll a in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.

	Variante			
	-F/+N	-F/-N	+F/-N	+F/+N
2005	74,7 ±19,00	85,5 ±15,58	74,12 ±37,11	95,38 ±3,45
2006	89,9 ±8,07	93,3 ±8,01	92,3 ±7,78	89,0 ±10,31
2007	84,6 ±12,99	83,0 ±10,51	86,8 ±7,71	81,9 ±8,92

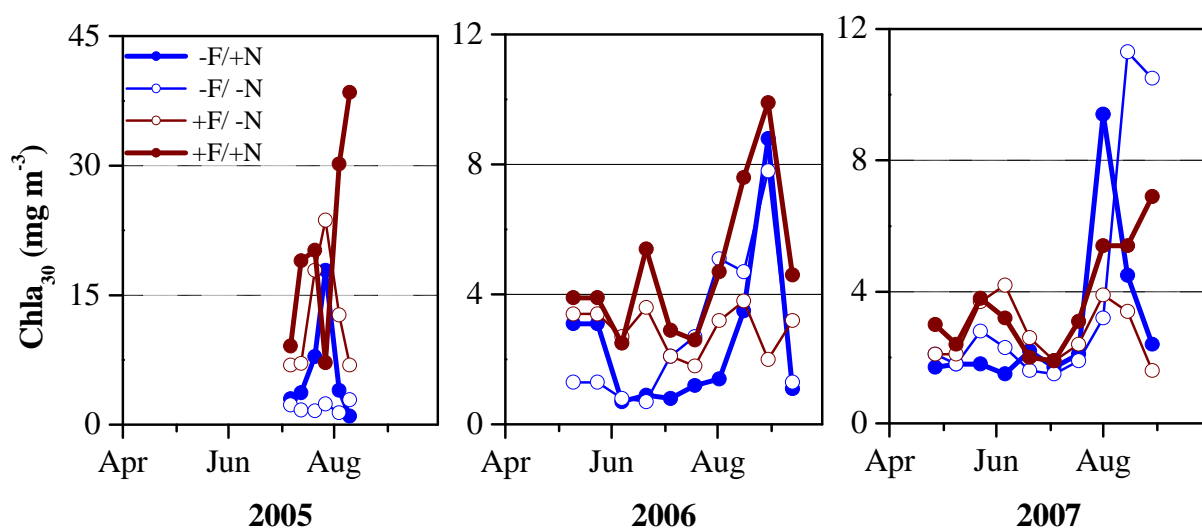


Abb. 3-9: Saisonaler Verlauf der Chl a-Konzentration der Fraktion <30 µm (Chla₃₀) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre (unterschiedliche Skalierung beachten).

Taxonomische Zusammensetzung des Phytoplanktons. Da die Unterschiede in den Chla-Konzentrationen im Jahr 2006 am deutlichsten waren, wurde die taxonomische Zusammensetzung des Phytoplanktons beispielhaft für das Jahr 2006 dargestellt. Die stärksten Unterschiede in den prozentualen Anteilen der jeweiligen Phytoplanktongruppe traten zwischen den -F und +F Varianten der jeweiligen Nährstoffbelastung (-N/+N) auf (Abb. 3-10 und Abb. 3-11).

In der -F/+N Variante dominierten am Anfang des Experimentes die Cryptophyceae, welche schnell durch die Hormogonales ersetzt wurden (Abb. 3-10A). Ab Juli hatten die Chrysophyceen den höchsten Anteil in der Phytoplanktonzusammensetzung. In der +F/+N Variante dominierten am Anfang des Experimentes die Bacillariophyceen (Abb. 3-10B). Gleichzeitig nahm der Anteil der Chlorophyceen zu, die von Mitte Juni bis zum Ende des Experimentes die Phytoplanktonzusammensetzung dominierten. Die prozentualen Anteile der Chrysophyceen waren in der -F/+N Variante signifikant höher (Wilcoxon: $p=0,028$, $n=6$) und diejenigen der Dinophyceen und Chlorophyceen signifikant geringer (Wilcoxon entsprechend: $p=0,026$ und $p=0,028$, $n=6$) als in der +F/+N Variante.

In der -F/-N Variante waren Vertreter aller Gruppen präsent, aber im Juni wechselte die Zusammensetzung schnell zu Dominanz der Hormogonales und später zu Arten aus anderen systematischen Gruppen, die unter „Sonstiges“ zusammengefasst wurden (Abb. 3-11A). Ab Juli bis zum Ende des Experimentes wechselte die Phytoplanktonzusammensetzung zu starker Dominanz der Chlorophyceen. In der +F/-N Variante dominierten anfangs auch die Hormogonales, die später durch die Chlorophyceen ersetzt wurden (Abb. 3-11B). Die Dominanz der Chlorophyceen war jedoch nicht so stark, wie in der -F/-N Variante. Ab Juni hatten auch in der +F/-N Variante Bacillariophyceen und Dinophyceen geringe aber stabile Anteile an der Phytoplanktonbiomasse. Die prozentuale Anteile dieser beiden Phytoplanktongruppen unterschieden sich signifikant zwischen den beiden Varianten (Wilcoxon entsprechend: $p=0,028$ und $p=0,028$, $n=6$).

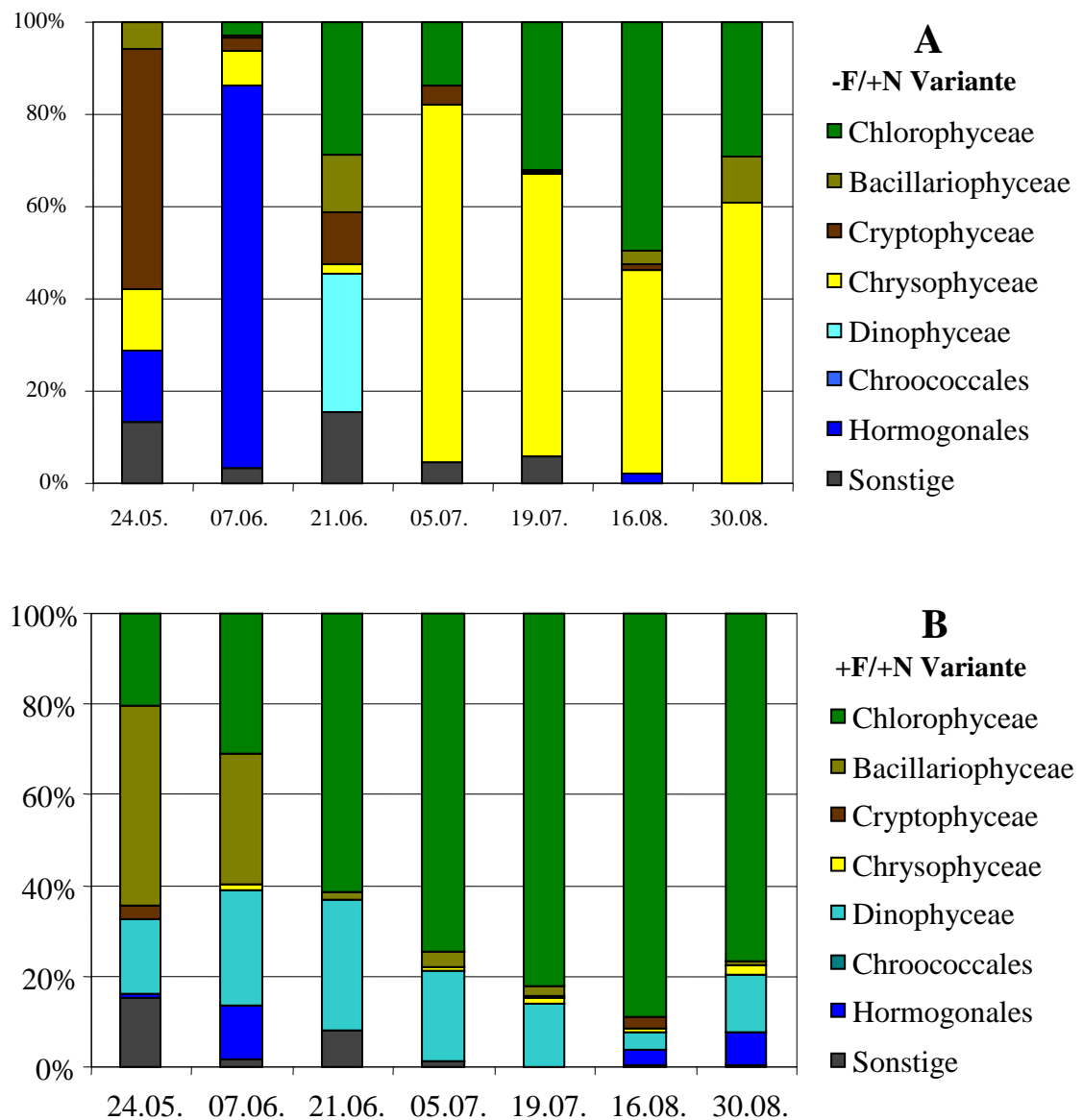


Abb. 3-10: Prozentuale Anteile ausgewählter Phytoplanktongruppen im saisonalen Verlauf in der -F/+N (A) und der +F/+N (B) Versuchsvariante im Jahr 2006 an der Gesamtbiomasse des Phytoplanktons.

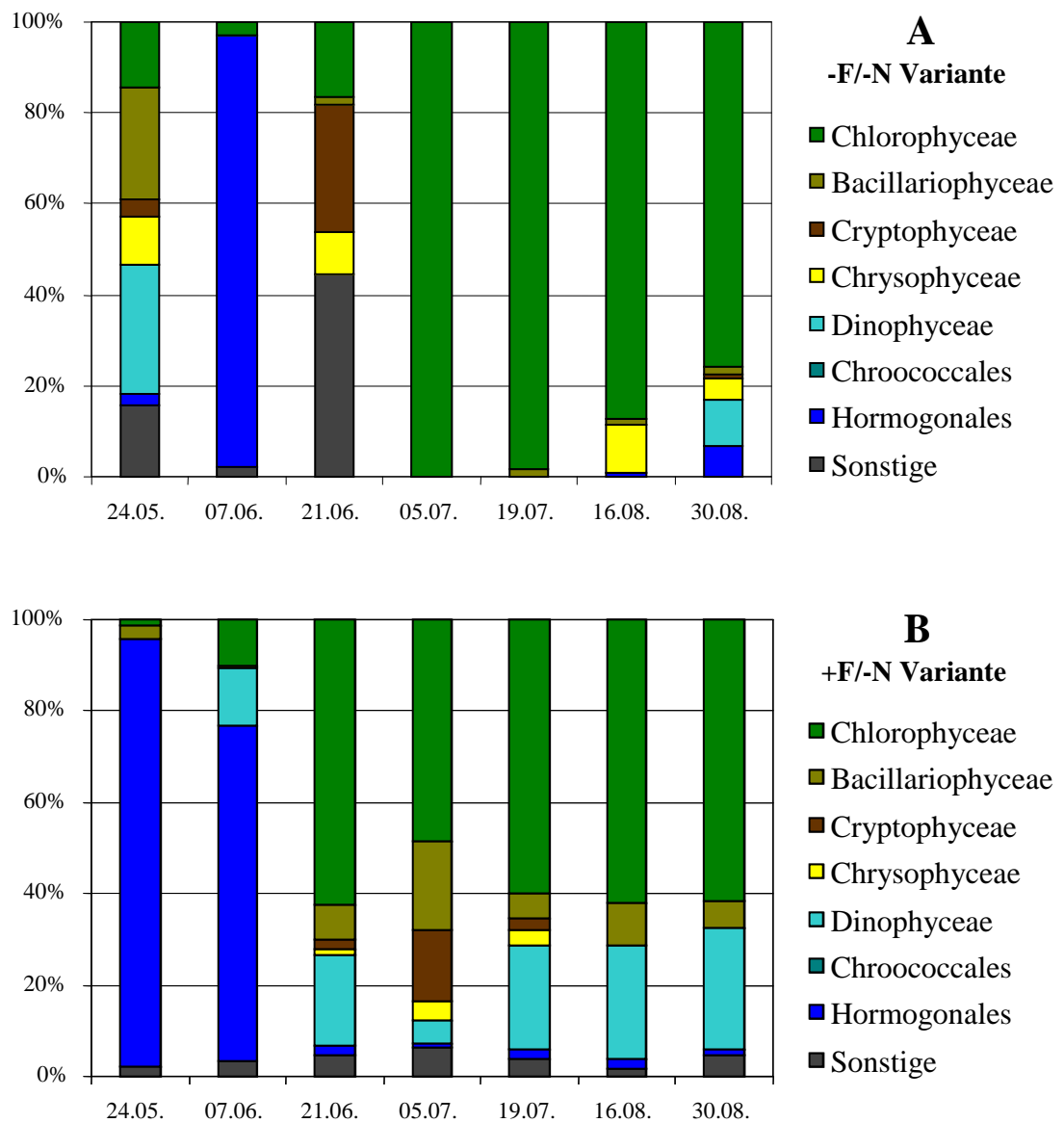


Abb. 3-11: Prozentuale Anteile ausgewählter Phytoplanktongruppen im saisonalen Verlauf in der -F/-N (A) und der +F/-N (B) Versuchsvariante im Jahr 2006 an der Gesamtbiomasse des Phytoplanktons.

3.2.4 Einfluss des Crustaceenplanktons auf das Phytoplankton

In der doppeltlogarithmischen Darstellung in Abb. 3-12 ist erkennbar, dass die mittlere Chla_{30} -Konzentration mit zunehmender *Daphnia*-Biomasse linear abnimmt. Da Chla_{ges} fast ausschließlich aus der Fraktion $<30 \mu\text{m}$ bestand (Tab. 3-4), wirkten sich die Daphnien auch stark auf die mittleren Chla_{ges} -Werte aus ($\log\text{Chla}_{\text{ges}} = -0,40 \times \log\text{Daphnia-Biomasse} + 1,21$; $R^2=0,52$; $p=0,008$; $n=12$).

Außerdem wurde auch ein starker Einfluss der mittleren Calanoida-Biomasse auf die mittleren Chla_{30} -Werte ($\log\text{Chla}_{30} = -0,34 \times \log\text{Calanoida-Biomasse} + 1,13$; $R^2=0,50$; $p=0,010$) sowie Chla_{ges} -Werte ($\log\text{Chla}_{\text{ges}} = -0,33 \times \log\text{Calanoida-Biomasse} + 1,17$; $R^2=0,47$; $p=0,014$) festgestellt. Weitere Ergebnisse der Regressionsanalyse mit anderen Zooplanktongruppen zeigten keinen signifikanten Einfluss auf die Chla-Konzentration. Da die Daphnien und Calanoida einen hohen Anteil der Zooplanktonbiomasse ausmachten, wurde auch ein signifikanter Einfluss der gesamten Zooplanktonbiomasse auf die Chla_{ges} -Konzentration festgestellt ($\log\text{Chla}_{\text{ges}} = -1,068 \times \log\text{Gesamte Zooplanktonbiomasse} + 2,985$; $R^2=0,35$; $p=0,042$).

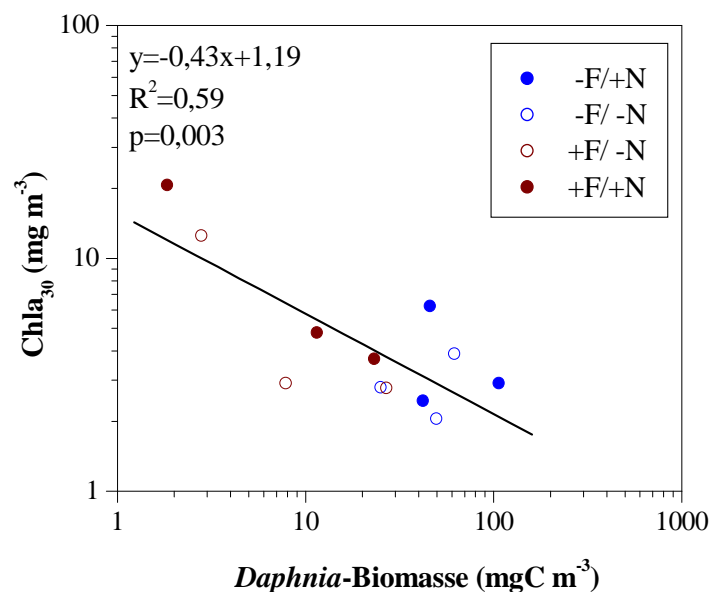


Abb. 3-12: Einfluss der mittleren saisonalen *Daphnia*-Biomasse auf die mittlere saisonale Chlorophyll a-Konzentration der Fraktion $<30 \mu\text{m}$ (Chla_{30}) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre (doppelt-logarithmische Darstellung).

Die Zusammenstellung der einzelnen Messwerte der $\text{Chl}_{a_{30}}$ -Konzentration und *Daphnia*-Biomassen (Abb. 3-13A) sowie der $\text{Chl}_{a_{30}}$ -Konzentrationen und des *Daphnia*-Filtrationspotenzials (Abb. 3-13B) zeigte jedoch eine relativ hohe Variabilität der $\text{Chl}_{a_{30}}$ -Konzentration gegenüber der *Daphnia*-Biomasse und dem *Daphnia*-Filtrationspotenzial. Die $\text{Chl}_{a_{30}}$ -Werte blieben in den -F Varianten auf einem niedrigen Niveau von 3 mg m^{-3} , wenn die *Daphnia*-Biomasse Werte über 80 mgC m^{-3} erreichte. Bei geringerer Biomasse war der Zusammenhang zwischen den beiden Größen schwer nachweisbar. Der ermittelte Grenzwert der *Daphnia*-Biomasse entsprach einer potenziellen Filtrationsrate der Daphnien von ca. $300 \text{ mL L}^{-1} \text{ d}^{-1}$. In den beiden +F Varianten, in denen die Daphnien selten 50 mgC m^{-3} erreichten, wurden meist höhere $\text{Chl}_{a_{30}}$ -Konzentrationen als 3 mg m^{-3} beobachtet.

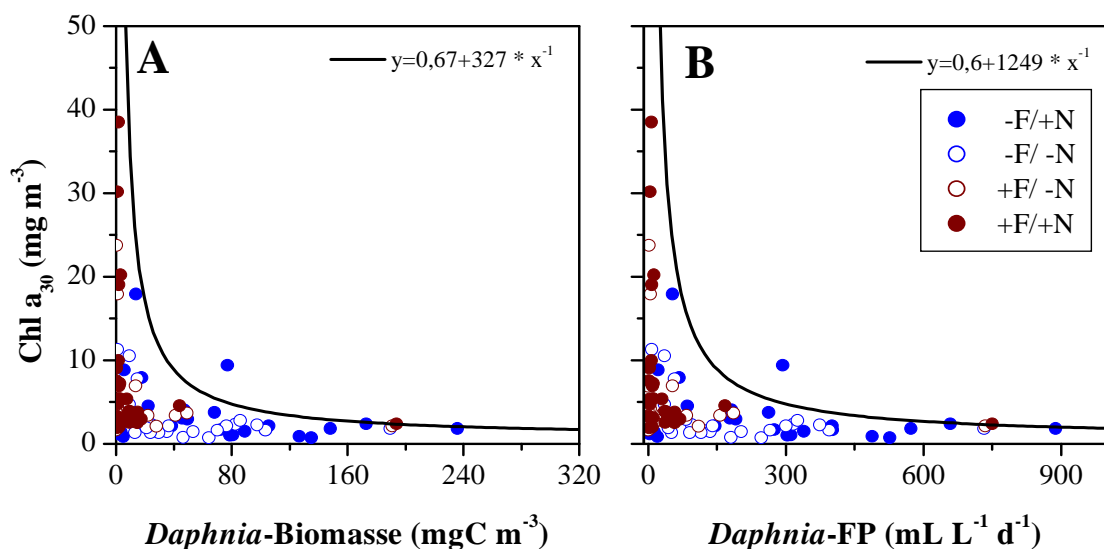


Abb. 3-13: Zusammenstellung der Chl_a -Konzentrationen der Fraktion $<30\mu\text{m}$ ($\text{Chl}_{a_{30}}$) mit der *Daphnia*-Biomasse (A) und dem *Daphnia*-Filtrationspotenzial (*Daphnia*-FP) (B) berechnet nach KNOECHEL & HOLTBY (1987). Schwarze Linien stellen Hüllkurven dar.

3.2.5 Einfluss des Crustaceenplanktons auf die Sichttiefen

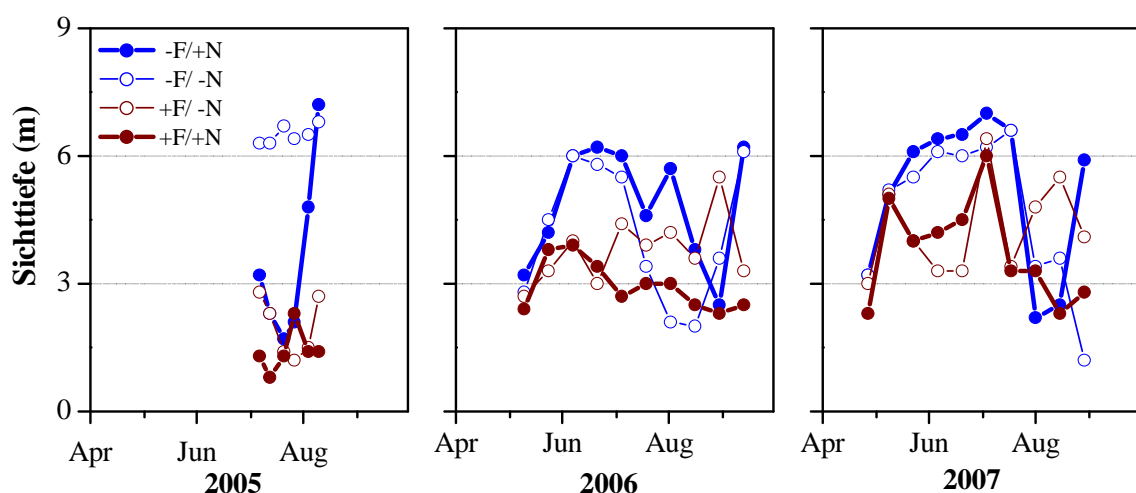
Die mittleren Sichttiefen der jeweiligen Jahre waren in den -F Varianten immer höher als in den +F Varianten. (Tab. 3-5). Die Differenzen der einzelnen Jahre waren jedoch unterschiedlich gewesen. Im Jahr 2005 wurde eine maximale Differenz von 5,1 m zwischen den Varianten -F/-N und +F/+N festgestellt. Es bleibt allerdings zu beachten, dass der Beobachtungszeitraum in diesem Jahr vergleichsweise kurz war. Im darauf folgenden Jahr betrug der Unterschied nur 1,8 m (-F/+N vs. +F/+N). Weiterhin hatte die Zugabe von Nährstoffen bei den -F Varianten keinen vermindernenden Einfluss auf die mittleren Sichttiefen in den Jahren 2006 und 2007 (Tab. 3-5). Ein negativer Effekt der Nährstoffe wurde dagegen in allen Jahren in den +F Varianten verzeichnet.

Tab. 3-5: Mittlere Sichttiefen (\pm SD) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre (2005: n=6; 2006: n=9; 2007: n=8).

	Variante			
	-F/+N	-F/-N	+F/-N	+F/+N
2005	3,5 \pm 2,10	6,5 \pm 0,21	2,0 \pm 0,70	1,4 \pm 0,49
2006	4,8 \pm 1,32	4,2 \pm 1,63	3,8 \pm 0,75	3,0 \pm 0,58
2007	5,2 \pm 1,91	4,7 \pm 1,90	4,3 \pm 1,14	3,8 \pm 1,15

Bei der Betrachtung der saisonalen Verläufe der Sichttiefen traten auch systematische Unterschiede zwischen den -F und +F Varianten auf (Abb. 3-14). Sie waren am deutlichsten von Mitte Mai bis Mitte Juli 2006 und 2007. Danach waren die Differenzen geringer und gelegentlich wurden die höchsten Sichttiefen auch in der +F/-N Variante gefunden. Im gesamten saisonalen Verlauf aller Beobachtungsjahre blieben die Sichttiefen in den beiden -F Varianten jedoch signifikant höher als in den +F Varianten (Wilcoxon: 2005: $p=0,003$, $n=12$; 2006: $p=0,012$, $n=18$; 2007: $p=0,036$, $n=16$).

In den beiden +F Varianten wurde ein Effekt der Nährstoffe auf die mittleren Sichttiefen beobachtet (Tab. 3-5). In der +F/-N Variante waren die Sichttiefen immer höher als in der +F/+N Variante. Im saisonalen Verlauf waren sie jedoch sehr variabel (Abb. 3-14) und nur im Jahr 2006 signifikant verschieden voneinander (Wilcoxon: 2005: $p=0,114$, $n=6$; 2006: $p=0,038$, $n=9$; 2007: $p=0,208$, $n=8$).

**Abb. 3-14: Verlauf der Sichttiefen in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.**

Die Hauptursache für die Variabilität der Sichttiefen war die Entwicklung des Phytoplanktons im Epilimnion. In der doppelt-logarithmischen Darstellung in der Abb. 3-15A ist erkennbar, dass die Sichttiefen mit zunehmender Chla_{30} -Biomasse abnahmen. Weiterhin wurde ein positiver Zusammenhang der Sichttiefen mit der *Daphnia*-Biomasse festgestellt (Abb. 3-15B).

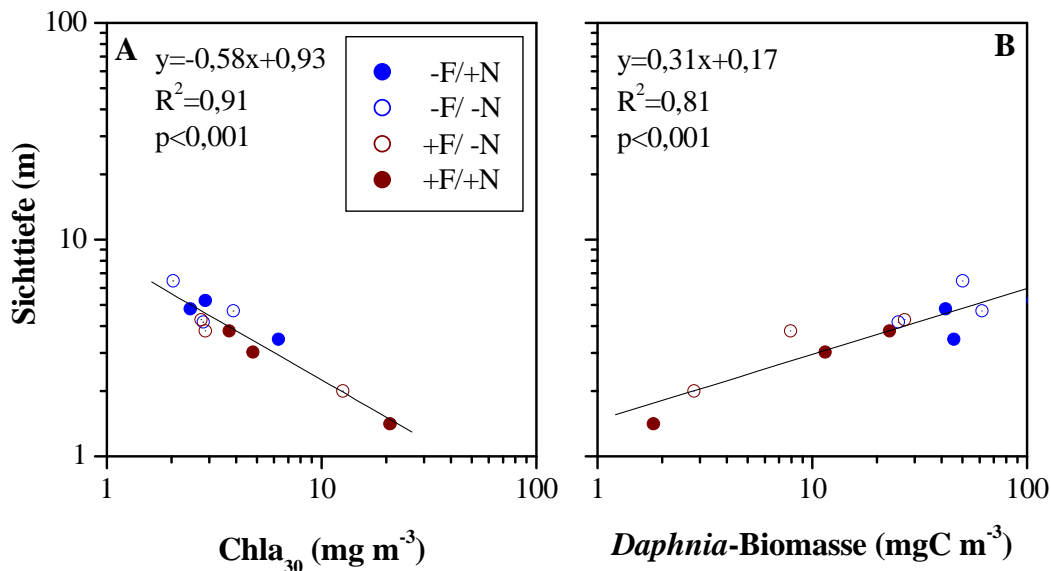


Abb. 3-15: Einfluss (A) der mittleren saisonalen Chlorophyll a-Konzentration der Fraktion $<30 \mu\text{m}$ (Chla_{30}) und (B) der mittleren saisonalen *Daphnia*-Biomasse auf die mittlere saisonale Sichttiefe in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre (doppelt-logarithmische Darstellung).

3.3 Auswirkungen der Nahrungsnetzstruktur und der Nährstoffe auf Sedimentationsprozesse

3.3.1 Sedimentation des partikulären Materials: Einfluss des Crustaceenplanktons

Die Sedimentationsraten des partikulären Materials (TM-SR) zeigten in allen Untersuchungsjahren und Varianten einen hoch variablen Verlauf (Abb. 3-16). Sie wiesen maximale Schwankungen um den Faktor 7 (+F/+N Variante im Jahr 2007) auf. Trotzdem zeichnete sich ein generelles Muster ab. Die Minima traten im Jahr 2006 Ende Mai/Anfang Juni und im Jahr 2007 Ende Juni/Anfang Juli auf. Weiterhin wurden die Maxima der TM-SR in den beiden Jahren hauptsächlich Mitte Juli/Anfang August festgestellt. Die Maxima der TM-SR im Jahr 2005 traten mit Ausnahme der +F/+N Variante ebenfalls Ende Juli auf. Deutliche Unterschiede wurden nur im Jahr 2005 zwischen der -F/-N Variante und den beiden +N Varianten (Wilcoxon entsprechend: $p=0,043$ und $p=0,028$, $n=5$) festgestellt. Außerdem waren die TM-SR-Werte im Jahr 2007 in der -F/+N Variante signifikant höher als in der +F/+N Variante (Wilcoxon: $p=0,034$, $n=8$).

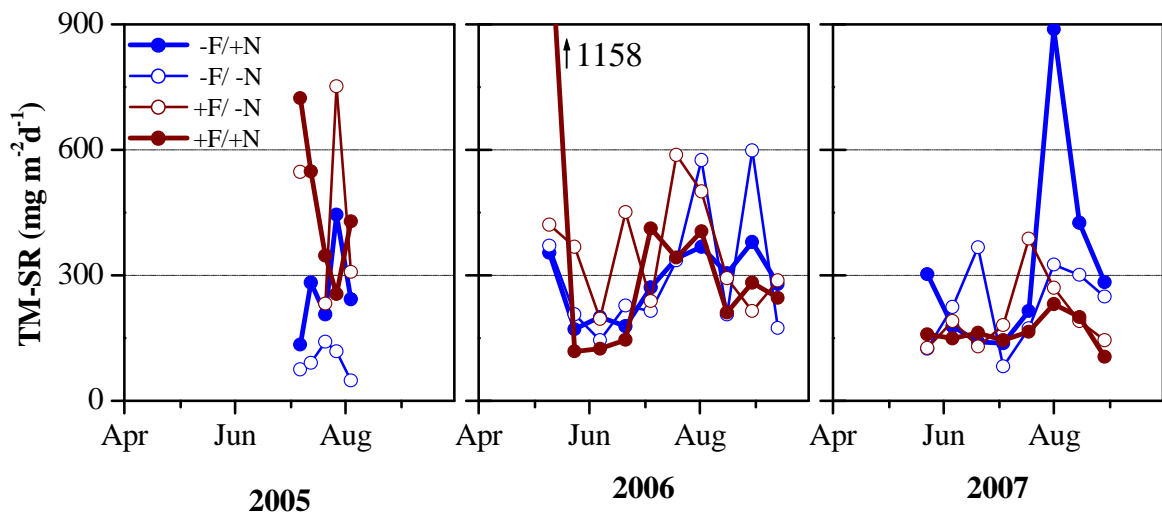


Abb. 3-16: Verlauf der Sedimentationsraten des partikulären Materials (TM-SR) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.

Die mittleren saisonalen TM-SR-Werte variierten in allen Varianten von ca. 110 bis 460 $\text{mgTM m}^{-2} \text{d}^{-1}$. Sie wiesen auch keine systematischen Unterschiede auf; weder zwischen den Varianten noch zwischen den Beobachtungsjahren (Abb. 3-17). In 2005 waren die TM-SR-Werte in den beiden +F Varianten deutlich höher als in den -F Varianten, aber in 2007 war es genau umgekehrt. In 2006 war der mittlere TM-SR-Wert in der +F/-N Variante am höchsten und in der +F/+N Variante am niedrigsten.

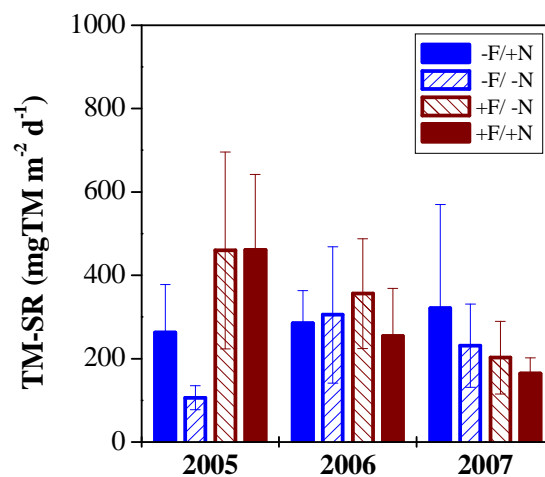


Abb. 3-17: Zusammenstellung der mittleren Sedimentationsraten (TM-SR) (\pm SD) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.

Die mittleren TM-SR-Werte waren positiv durch die mittleren epilimnischen Chla_{ges} -Konzentration (Abb. 3-18A) und negativ durch die logarithmierte *Daphnia*-Biomasse beeinflusst. (Abb. 3-18B). Allerdings schwankten die TM-SR-Werte bei niedrigen Chla_{ges} -Konzentrationen sowie bei hohen *Daphnia*-Biomassen relativ stark. Eine besonders hohe Abweichung von der Korrelation zwischen der *Daphnia*-Biomasse und der TM-SR wurde in der -F/+N Variante im Jahr 2007 beobachtet (Abb. 3-18B). Der hohe TM-SR-Wert war stark durch die überdurchschnittlich hohe Sedimentationsrate Anfang August geprägt, die kurzzeitig nach der 2. Nährstoffzugabe durch die Phytoplanktonentwicklung entstand. Da zu diesem Zeitpunkt die *Daphnia*-Biomasse ihr Minimum erreichte (Abb. 3-6), war diese Sedimentationsrate stärker von der Phytoplanktonentwicklung als von der *Daphnia*-Biomasse beeinflusst.

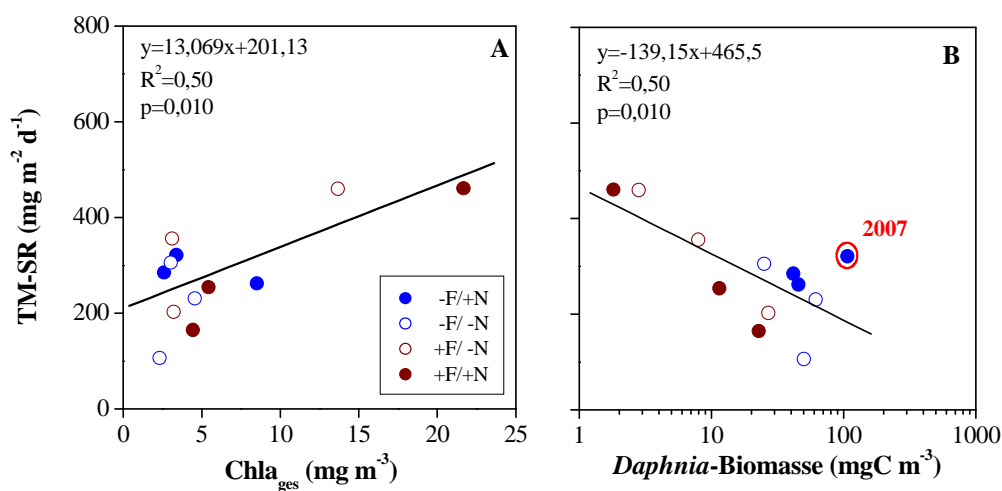


Abb. 3-18: Zusammenhang zwischen der mittleren Sedimentationsrate und der mittleren epilimnischen Chla_{ges} -Konzentration (A) und der mittleren logarithmierten *Daphnia*-Biomasse (B) in den Versuchsvarianten.

3.3.2 Sedimentation und der spezifische Gehalt des organischen Kohlenstoffs: Einfluss des Crustaceenplanktons und der Nährstoffe

Die Sedimentationsraten von organischem Kohlenstoff (POC-SR) korrelierten stark mit den TM-SR-Werten in allen Varianten und Untersuchungsjahren (Tab. 3-6). Deshalb ähnelten die POC-SR-Werte in ihrem Verlauf (Abb. 3-19) den TM-SR-Werten. Die POC-SR variierten maximal um den Faktor 7 (+F/+N Variante in 2007). Ähnlich zu den TM-SR traten die geringsten POC-SR im Jahr 2006 Ende Mai/Anfang Juni und im Jahr 2007 Ende Juni/Anfang Juli auf. Weiterhin wurden die Maxima der POC-SR hauptsächlich Mitte Juli/Anfang August erreicht.

Große Unterschiede in den mittleren POC-SR zwischen den Varianten wurden nur im Jahr 2005 festgestellt (Abb. 3-20). In diesem Beobachtungsjahr hatte die +F/+N Variante die

höchste mittlere POC-SR. Die niedrigste wurde in der Variante -F/-N festgestellt. In den nächsten beiden Jahren hatte die -F/+N Variante die höchste POC-SR. Die POC-SR in den anderen Varianten unterschieden sich kaum.

Tab. 3-6: Korrelationskoeffizienten nach Pearson zwischen der Sedimentationsraten des partikulären Materials (TM-SR) und des organischen Kohlenstoffs (POC-SR) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre (** - $p < 0,001$, *** - $p < 0,005$, ** - $p < 0,01$, * $p < 0,05$).**

Untersuchungsjahr	Variante			
	-F/+N	-F/-N	+F/-N	+F/+N
2005 (n=5)	0,98***	0,88*	0,98*	0,92*
2006 (n=9)	0,96***	0,79*	0,87**	0,91**
2007 (n=8)	0,99***	0,83*	0,89***	0,96***
Alle Jahre (n=88)	0,87****			

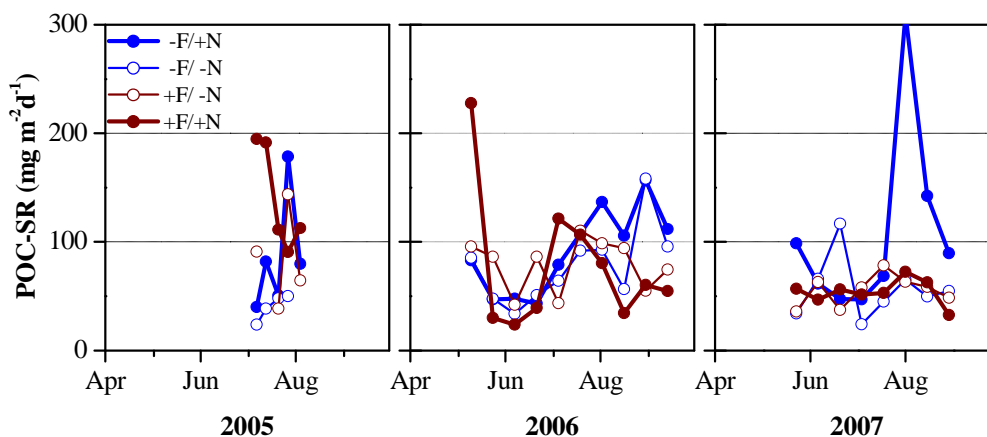


Abb. 3-19: Verlauf der Sedimentationsraten von organischem Kohlenstoff (POC-SR) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.

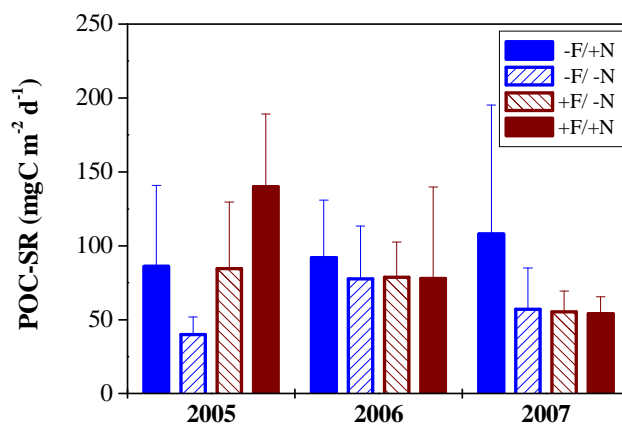


Abb. 3-20: Verlauf der mittleren Sedimentationsraten des organischen Kohlenstoffs (POC-SR) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.

Da der Zusammenhang zwischen den TM-SR und POC-SR sehr eng war (Tab. 3-6), korrelierten auch die mittleren POC-SR linear mit den mittleren epilimnischen Chl_{ges} -Konzentrationen ($\text{POC-SR} = 3,22 \times \text{Chl}_{\text{ges}} + 58,73$; $R^2=0,48$; $p=0,012$). Die Chl_{ges} -Konzentrationen im Epilimnion erklärten am besten die Variabilität der mittleren POC-SR in den Varianten. Allerdings wurde kein linearer Zusammenhang zwischen den POC-SR-Werten und der *Daphnia*-Biomasse festgestellt (Abb. 3-21). Die höchsten POC-SR-Werte wurden sowohl bei den geringsten als auch höchsten *Daphnia*-Biomassen erreicht. Dabei war der hohe POC-SR-Wert, ähnlich wie der TM-SR-Wert in der -F/+N Variante in 2007, durch die hohe POC-Sedimentation, die Anfang August kurzzeitig beobachtet wurde, bestimmt. Er war also das Resultat einer verstärkten Sedimentation des vom Phytoplankton und nicht vom Zooplankton stammenden Materials.

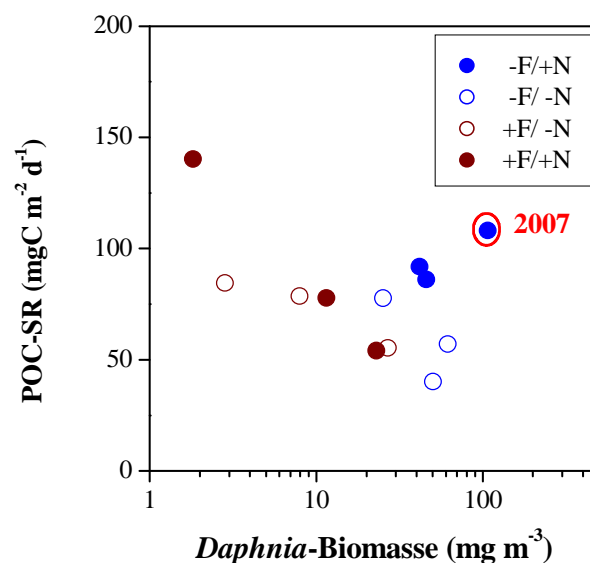


Abb. 3-21: Zusammenhang zwischen den mittleren Sedimentationsraten des organischen Kohlenstoffs (POC-SR) und der mittleren logarithmierten *Daphnia*-Biomasse in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.

Wie schon angedeutet, wurde eine starke Korrelation zwischen den POC-SR- und TM-SR-Werten in allen Varianten und Untersuchungsjahren beobachtet (Tab. 3-6). Allerdings zeigte das Verhältnis der mittleren POC-SR-Werte im Gegensatz zu den TM-SR-Werten systematische Unterschiede zwischen den nährstoffreichen und nährstoffarmen Varianten (Abb. 3-22). Generell war die Menge des POC pro Trockenmasse des sedimentierten Materials ($\text{POC}_{\text{SedMat}}$) in den +N höher als in den -N Varianten. Dies wies auf Unterschiede im spezifischen POC-Gehalt im sedimentierten Material zwischen diesen Varianten hin. Zwischen den +F und -F Varianten wurden keine systematischen Unterschiede festgestellt. Deshalb hatte die Nährstoffbelastung einen relevanten Einfluß auf die $\text{POC}_{\text{SedMat}}$ -Werte.

Der höchste $\text{POC}_{\text{SedMat}}$ -Wert betrug 413 mgC gTM^{-1} (2006 in -F/+N), der niedrigste lag bei 161 mgC gTM^{-1} (2006 in -F/-N, Abb. 3-23). Trotz hoher Variabilität der Werte innerhalb der

Varianten wurden während jedes Beobachtungszeitraumes deutliche Unterschiede zwischen den Varianten festgestellt. Durchschnittlich lagen die $\text{POC}_{\text{SedMat}}$ -Werte aus den beiden +N Varianten über 320 mgC gTM^{-1} . Eine Ausnahme bildete die Variante +F/+N im Jahr 2006 mit einem deutlich niedrigeren Wert von 233 mgC gTM^{-1} . Die Mittelwerte des $\text{POC}_{\text{SedMat}}$ aus den beiden -N Varianten lagen dagegen immer unter 310 mgC gTM^{-1} . Die Unterschiede waren statistisch signifikant in 2005 (Wilcoxon: $n=10$, $p=0,011$) und im Jahr 2007 (Wilcoxon: $n=14$, $p=0,004$).

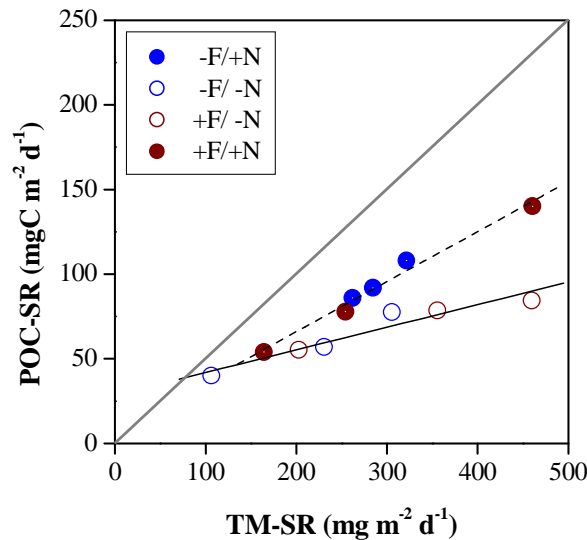


Abb. 3-22: Zusammenhang zwischen der mittleren Sedimentationsraten des partikulären Materials (TM-SR) und des organischen Kohlenstoffs (POC-SR) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre. Die Linien sind Regressionsgeraden des 1:1 Verhältnisses (grau), der +N Varianten (schwarz gestrichen) und der -N Varianten (schwarz kompakt).

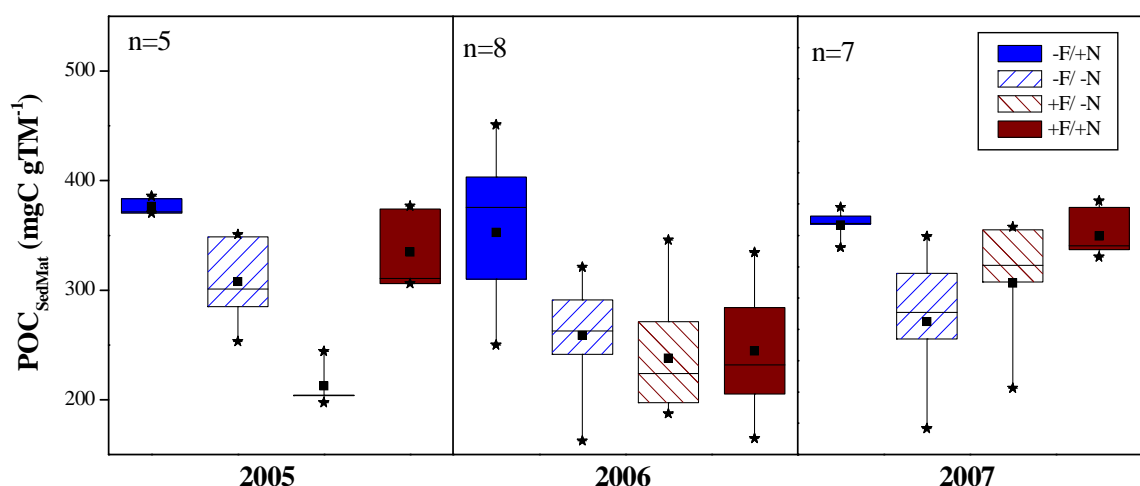


Abb. 3-23: Box-Whisker-Plots des organischen Kohlenstoffgehaltes im sedimentierten Material ($\text{POC}_{\text{SedMat}}$) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre. Der untere und obere Rand der Box sind das 25/75%-Quartil. Die Whisker sind das 5/95%-Perzentil. Die Sterne (*) sind Werte außerhalb des 5/95%-Perzentil-Bereiches.

3.3.3 Bedeutung des Phytoplanktons, der Nährstoffe und der physikalisch-chemischen Prozessen für die Phosphorsedimentation.

Die Sedimentationsraten von Phosphor (TP-SR) waren ähnlich variabel wie die TM-SR und POC-SR. Sie korrelierten in allen Varianten und Untersuchungsjahren positiv miteinander (Tab. 3-7, Tab. 3-8). Nur im Jahr 2005 war die Korrelation zwischen TP-SR und TM-SR in der -F/-N und der +F/+N Variante nicht signifikant. Im saisonalen Verlauf waren die TP-SR-Werte in allen Varianten ähnlich hoch (Abb. 3-24). Deshalb wurden auch keine signifikanten Unterschiede zwischen den Varianten in den TP-SR festgestellt.

Tab. 3-7: Korrelationskoeffizienten nach Pearson zwischen den Sedimentationsraten von Phosphor (TP-SR) und den des partikulären Materials (TM-SR) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre (** - $p < 0,0005$, *** - $p < 0,005$, ** - $p < 0,01$, * $p < 0,05$, n.s.-Ergebnis nicht signifikant).**

Untersuchungsjahr	Variante			
	-F/+N	-F/-N	+F/-N	+F/+N
2005 (n=4-5)	0,99***	0,82 n.s.	0,98*	0,80 n.s.
2006 (n=9)	0,97***	0,91***	0,80**	0,88***
2007 (n=8)	0,97***	0,70*	0,73*	0,70*
Alle Jahre (n=88)	0,82****			

Tab. 3-8: Korrelationskoeffizienten nach Pearson zwischen den Sedimentationsraten von Phosphor (TP-SR) und von organischem Kohlenstoff (POC-SR) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre (** - $p < 0,0005$, *** - $p < 0,005$, ** - $p < 0,01$, * $p < 0,05$).**

Untersuchungsjahr	Variante			
	-F/+N	-F/-N	+F/-N	+F/+N
2005 (n=4-5)	0,96**	0,99**	0,99*	0,95*
2006 (n=9)	0,97***	0,93***	0,87**	0,92**
2007 (n=8)	0,98***	0,95*	0,79*	0,77*
Alle Jahre (n=88)	0,90****			

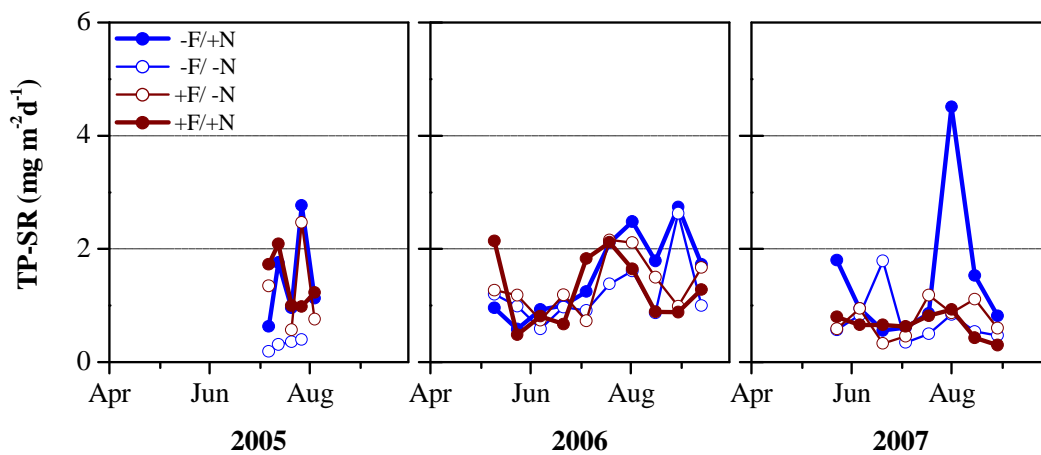


Abb. 3-24: Sedimentationsraten des Phosphors (TP-SR) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.

Die mittleren saisonalen TP-SR zeigten weder zwischen den Varianten noch zwischen den Jahren systematische Unterschiede (Abb. 3-25). In den Jahren 2006 und 2007 wies die -F/+N Variante die höchsten mittleren TP-SR auf, während die mittleren TP-SR in den drei anderen Varianten ähnlich hoch waren. Im Gegensatz dazu war die mittlere TP-SR in der -F/-N Variante im Jahr 2005 verhältnismäßig gering und in den beiden +F Varianten verhältnismäßig hoch.

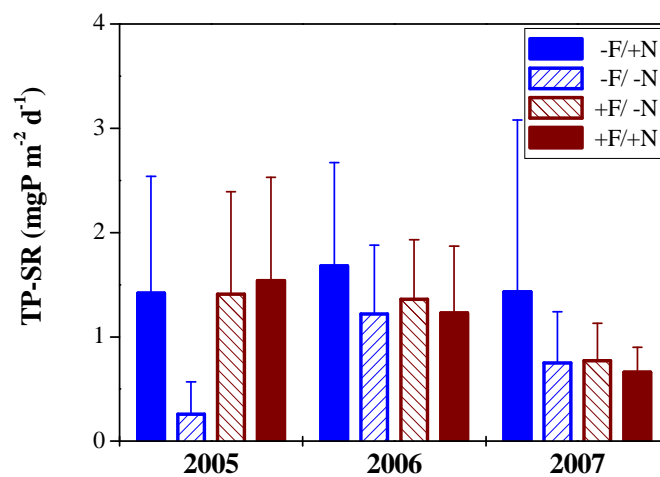


Abb. 3-25: Verlauf der mittleren P-Sedimentationsraten (TP-SR) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.

Ein linearer Zusammenhang zwischen den mittleren TP-SR und den Chla_{ges} -Konzentrationen konnte nicht nachgewiesen werden (Abb. 3-26, Ergebnis der linearen Regression: $R^2=0,11$; $p=0,295$). Die Ergebnisse zeigen jedoch einen linearen Anstieg der TP-SR-Werte bis zu einer Chla_{ges} -Konzentration von ca. 5 mg m^{-3} . Bei höheren Chla_{ges} -Werten waren die TP-SR-Werte bei etwa $1,5 \text{ mgP m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ konstant.

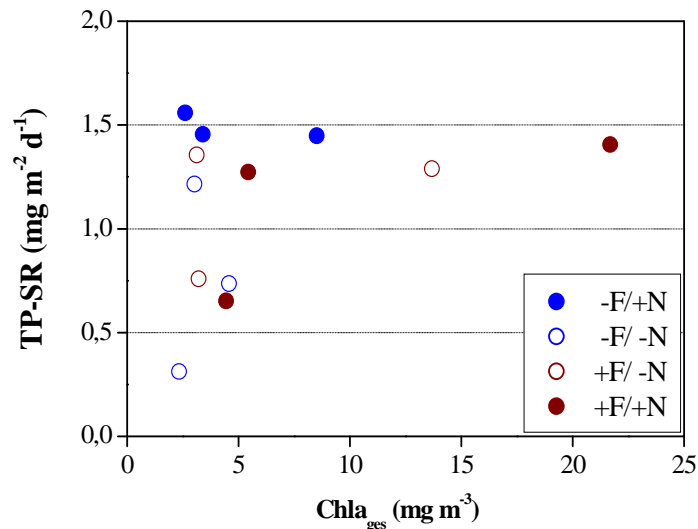


Abb. 3-26: Zusammenhang zwischen den mittleren P-Sedimentationsraten (TP-SR) und der mittleren epilimnischen Chla-Konzentration (Chla_{ges}) in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.

Die spezifischen P-Gehalte im sedimentierten Material ($\text{TP}_{\text{SedMat}}$) betrugen $2\text{--}7 \text{ mgP gTM}^{-1}$ (Abb. 3-27). Trotz hoher Variabilität der Werte innerhalb der Varianten wurden während jedes Beobachtungszeitraumes systematische Unterschiede zwischen den Varianten festgestellt. Durchschnittlich waren die $\text{TP}_{\text{SedMat}}$ -Werte aus den nährstoffreichen Varianten höher als in den nährstoffarmen Varianten. Diese Unterschiede waren besonders deutlich in den Jahren 2005 und 2006. Besonders hohe $\text{TP}_{\text{SedMat}}$ -Werte wurden in der -F/+N Variante beobachtet. Sie waren in diesen Beobachtungsjahren signifikant höher als diejenigen aus der -F/-N Variante (Wilcoxon: 2005: $p=0,047$; $n=5$; 2006: $p=0,012$, $n=8$) und aus der +F/-N Variante (Wilcoxon: 2005: $p=0,047$; $n=5$; 2006: $p=0,012$, $n=8$). Auch im Jahr 2007 waren die mittleren $\text{TP}_{\text{SedMat}}$ -Werte in den nährstoffreichen Varianten höher, aber der Unterschied war nicht mehr signifikant. Die Manipulation der Nahrungskette hatte keinen signifikanten Effekt auf die $\text{TP}_{\text{SedMat}}$ -Werte. In den nährstoffreichen Varianten waren die $\text{TP}_{\text{SedMat}}$ -Werte im Durchschnitt nur leicht höher in den Enclosures ohne Fische (-F/+N Variante). In den nährstoffarmen Varianten waren die Werte vergleichbar mit denen der Jahre 2005 und 2006. Nur im Jahr 2007 wies die +F/-N Variante durchschnittlich höhere $\text{TP}_{\text{SedMat}}$ -Werte als die -F/-N Variante auf.

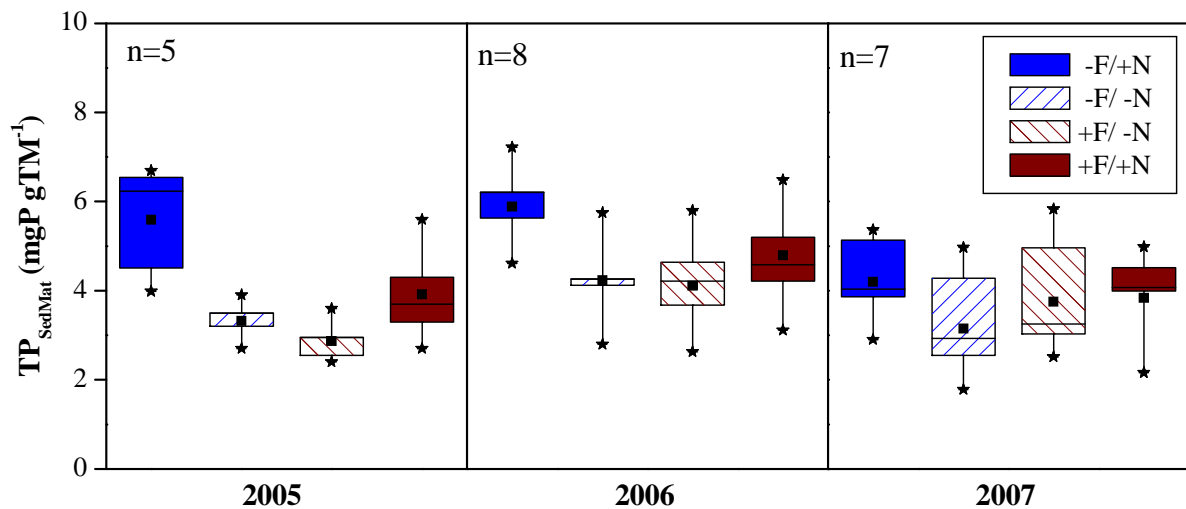


Abb. 3-27: Box-Plots des Phosphor-Gehaltes im sedimentierten Material (TP_{SedMat}). Der untere und obere Rand der Box sind das 25/75%-Quartil. Die Whisker sind das 5/95%-Perzentil. Die Sterne (*) sind Werte außerhalb des 5/95%-Perzentil-Bereiches.

Die Bestimmung von P-Bindungsformen im sedimentierten Material lieferte zusätzliche Informationen zu Steuergrößen der P-Sedimentation in den Varianten. Allerdings erfolgte diese Analyse nur im Jahr 2007, wo die Unterschiede in TP_{SedMat} verhältnismäßig gering waren. Die Bestimmung der P-Bindungsformen im sedimentierten Material der Varianten im Jahr 2007 wies darauf hin, dass die größten Unterschiede in TP_{SedMat} zwischen den Varianten durch die labil adsorbierte (NH_4Cl -TP) und die reduktiv lösliche (BD-TP) P-Fractionen verursacht waren (Abb. 3-28). Die beiden Fractionen machten zusammen 59% (+F/-N Variante) bis 72% (+F/+N Variante) aus (Abb. 3-29). Die NH_4Cl -TP hatte in den beiden +N Varianten deutlich höhere Anteile als in den -N Varianten. Die BD-TP Fraction war in der +F/+N Variante deutlich höher als in allen anderen. Die Fraction des organischen Phosphors (NaOHnrP) machte nur 18 bis 25% des TP_{SedMat} aus. Die NaOH-NRP Fraction war am niedrigsten in der -F/+N Variante und am höchsten in der +F/-N Variante. Generell hatten die -N Varianten höhere NaOH-NRP-Werte als die +N Varianten bei gleicher Nahrungsnetzstruktur (Abb. 3-28). Prozentual machte diese Fraction auch deutlich höhere Anteile in den -N Varianten als in den +N Varianten aus (Abb. 3-29). Die anderen P-Fractionen überschritten nicht 7% des P-Gehaltes und waren somit von geringer Bedeutung.

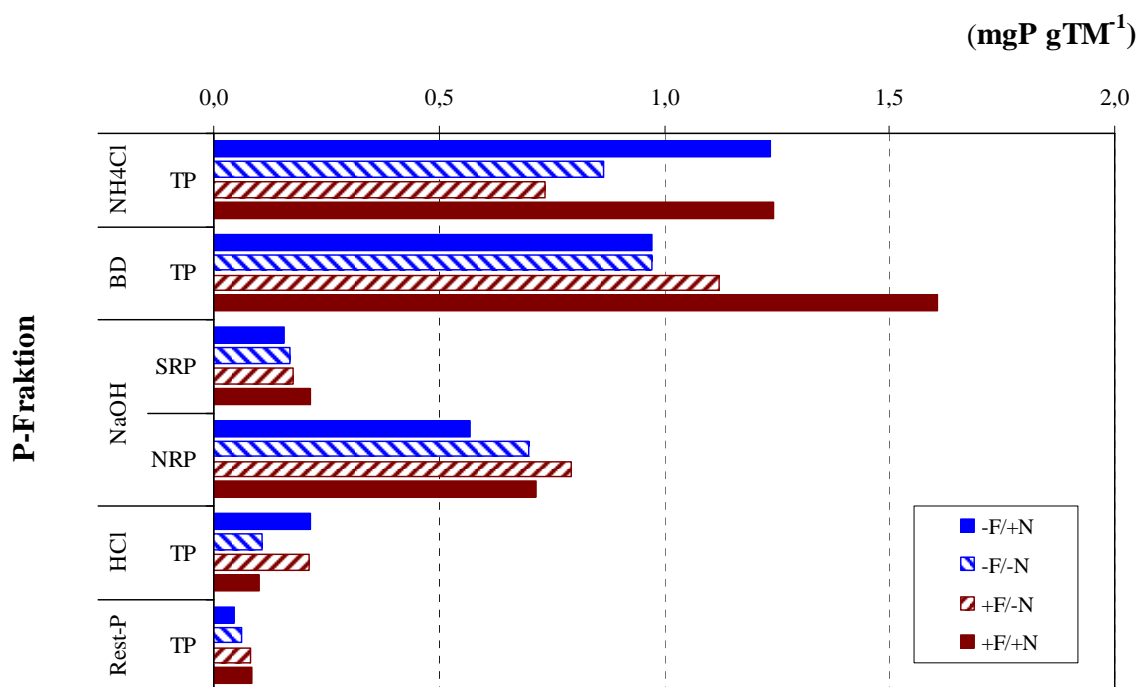


Abb. 3-28: P-Bindungsformen im sedimentierten Material aus den Versuchsvarianten im Jahr 2007.

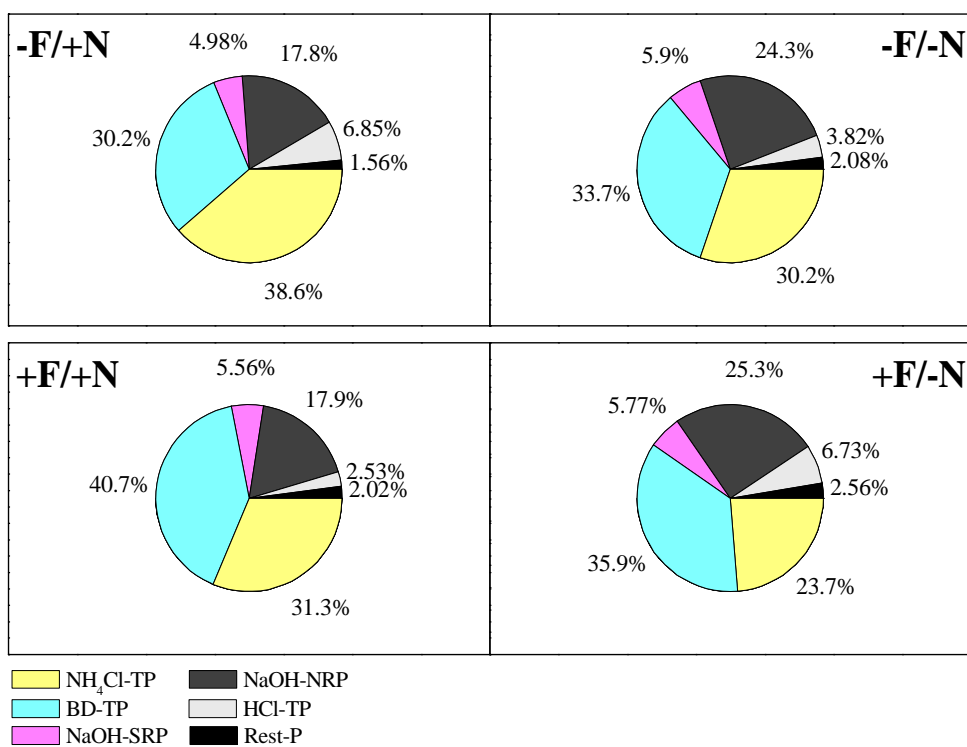


Abb. 3-29: Durchschnittliche prozentuale Anteile der P-Fractionen in den Versuchsvarianten im Jahr 2007.

3.4 Effekte der Nährstoffe und der Nahrungsnetzstruktur auf den mikrobiellen Abbau des sedimentierten Materials

3.4.1 Einfluss der Quantität und Qualität des sedimentierten organischen Kohlenstoffs auf die Methanakkumulation im Hypolimnion des Sees

Der hypolimnische Methangehalt, der am Ende der thermischen Schichtung gemessen wurde, ist das Ergebnis einer kontinuierlichen Anreicherung des aus dem Sediment diffundierten Methans während der gesamten Schichtungsperiode.

Da die Untersuchungszeiträume unterschiedlich lang waren, wurden zum Vergleich die mittleren Methanakkumulationsraten im Hypolimnion in allen Varianten errechnet (Abb. 3-30). In der -F/+N Variante variierten die Werte zwischen den Beobachtungsjahren kaum. Ähnliche Methanakkumulationsraten wurden auch in der anderen Variante ohne Fische (-F/-N) in den Jahren 2006 und 2007 festgestellt. Dagegen variierten in den beiden +F Varianten die Methanakkumulationsraten viel stärker. Im Jahr 2005 erreichte z. B. die +F/+N Variante den höchsten Wert, wogegen die Akkumulationsrate 2007 am niedrigsten war. Ein umgekehrter Trend wurde in der +F/-N Variante verzeichnet.

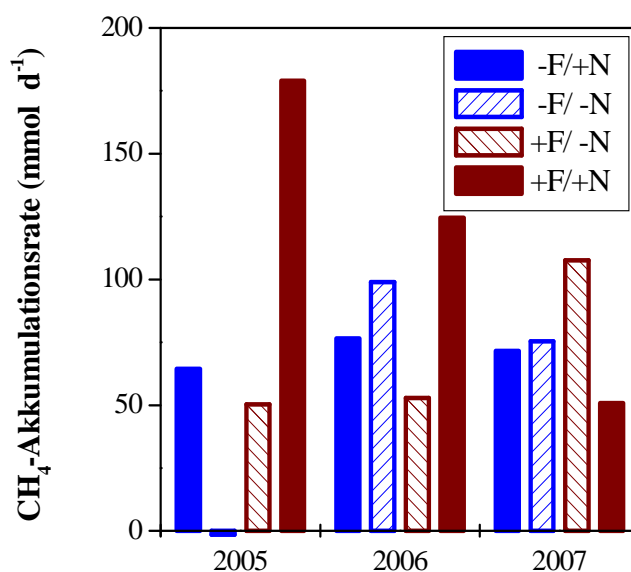


Abb. 3-30: Die mittlere Methanakkumulationsrate bezogen aufs Hypolimnion (6-8 m Tiefe) während der Sommerstagnation in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre. Die Werte stellen die summierten Zunahmen der hypolimnischen CH_4 -Konzentrationen dividiert durch die Tageszahlen, in den die Zunahmen beobachtet wurden.

Der Verlauf der Methangehalte zwischen den Jahren und den Varianten war sehr variabel und wurde durch gelegentliches Einmischen von Sauerstoff in das Hypolimnion stark verändert (Abb. 3-31). Da der experimentelle Zeitraum in 2005 sehr kurz war, wurden nur die Jahre 2006 und 2007 näher betrachtet.

Während des Experiments 2006 waren die Methangehalte in allen Varianten durch einen mehr oder weniger kontinuierlichen Anstieg gekennzeichnet. (Abb. 3-31). Im Jahr 2007 wurden in allen Enclosures starke Schwankungen gefunden. Im Jahr 2006 zeigte der Anstieg der Methangehalte in den -F/+N und +F/-N Varianten anfangs eine Verzögerung und beschleunigte sich dann. In den -F/-N und +F/+N Varianten war der Verlauf der Methangehalte anders. Der Anstieg der Methangehalte war von Anfang an hoch und erst im August verringerte sich die Zunahme des Methans. Gelegentlich wurden sogar kurzzeitige Abnahmen der Methangehalte gemessen, während gleichzeitig Sauerstoff in der oberen Schicht des Hypolimnions nachgewiesen wurde. Dabei ist zu vermerken, dass Sauerstoff nur in der oberen Lamelle des Hypolimnions auftrat (6 - 7 m). Die Schicht über dem Sediment blieb also über die gesamte Periode anoxisch, so dass die Methanproduktion nicht beeinflusst war. Ein Teil des produzierten Methans wurde also durch Diffusion in höhere Wasserschichten transportiert und dort oxidiert. Geringere Methangehalte hingen offensichtlich mit der Sauerstoffanreicherung in höheren Schichten des Hypolimnions zusammen.

Auch im Jahr 2007 wurde ebenso wie in den Vorjahren der Verlauf der Methangehalte in allen Varianten stark durch das Eindringen von Sauerstoff in das Hypolimnion geprägt (Abb. 3-31). Höhere Sauerstoffkonzentrationen traten noch öfter auf als im Jahr 2006. Im gesamten Beobachtungszeitraum verlief der Anstieg der Methangehalte deutlich variabler als im Jahr zuvor. Er zeichnete sich durch oft auftretende Maxima in jeder Variante aus. Die Spitzenwerte traten in allen Varianten dann auf, wenn kein Sauerstoff vorhanden war. Danach wurden oft geringere Methangehalte und gleichzeitig höhere Sauerstoffgehalte gemessen. Ein Beispiel ist die -F/+N Variante Anfang August, als der vorhandene Sauerstoffvorrat schnell verbraucht wurde und ein hoher Methanpeak auftrat. Zwei Wochen später waren nur noch ca. 30% dieses Gehaltes im Hypolimnion vorhanden, und der Sauerstoffgehalt ist gestiegen. In den anderen drei Varianten wurden ähnliche Verläufe der Methan- und Sauerstoffgehalte 2007 festgestellt. Die zeitlichen Schwankungen der Sauerstoffgehalte im Hypolimnion der Varianten deuten darauf hin, dass der Sauerstoffvorrat aus der Frühjahrzirkulation in 7 m kontinuierlich auf andere Weise ergänzt wurde. Dieser Prozess sowie die Methanoxidation wurden im Rahmen der Studien nicht untersucht. Deshalb sind die im Wasser gemessenen Methangehalte als das Nettoergebnis der Methanproduktion und -oxidation im Hypolimnion in allen Beobachtungsjahren zu betrachten.

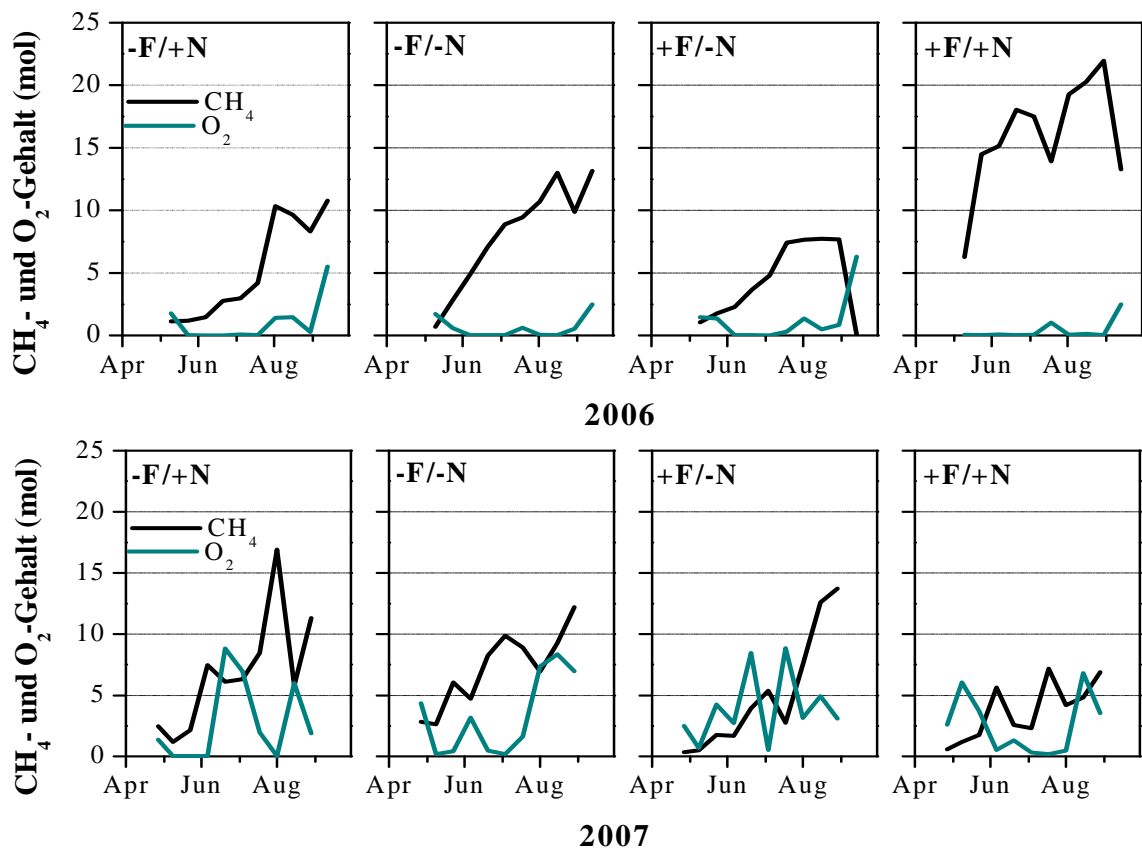


Abb. 3-31: Zeitlicher Verlauf der Methan- und Sauerstoffgehalte im Hypolimnion (6-8m Tiefe) der Versuchsvarianten in den Jahren 2006 und 2007.

Da die Sauerstoffgehalte 2006 eine geringere Bedeutung für die Methananreicherung im Hypolimnion hatten, wurde dieses Jahr detaillierter betrachtet. Den Methangehalten wurden die kumulativen Sedimentationen des organischen Kohlenstoffs in jeder Variante gegenübergestellt (Abb. 3-32). Da Methan ein Produkt des Abbaus organischer Substanz ist, war ein Zusammenhang zwischen diesen beiden Größen zu erwarten. Von besonderem Interesse waren dabei die Anstiege der Kurven, die auf eine Effizienz der Kohlenstofftransformation zu Methan hinwiesen. Anfangs wurde in allen Varianten ein linearer Anstieg des Methangehaltes mit der Menge des sedimentierten organischen Kohlenstoffs verzeichnet. Dann wurde eine mehr oder weniger ausgeprägte Sättigungsphase festgestellt. Dabei traten in der +F/+N Variante hohe Schwankungen des Methangehaltes während dieser Phase auf.

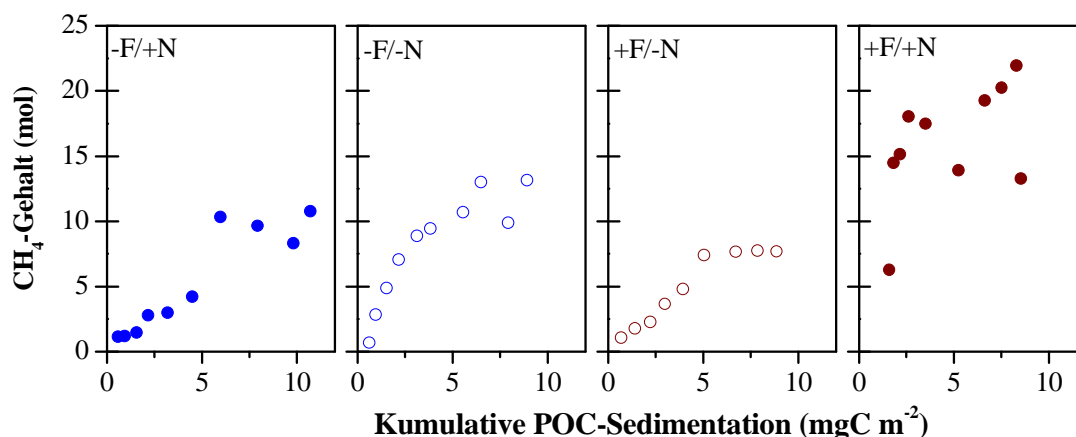


Abb. 3-32: Zusammenstellung der Methangehalte in jeder Versuchsvariante in Abhängigkeit von der kumulativen Menge des sedimentierten organischen Kohlenstoffs im Jahr 2006.

Die Anstiege der Kurven wurden nach der logarithmischen Transformation der unabhängigen Variablen verglichen. Aus der Analyse wurden die letzten Werte aus den beiden +F Varianten herausgenommen, da zu diesem Zeitpunkt Methanverluste durch Oxidation stattfanden. Die Steigung der Regressionsgeraden war in der +F/+N Variante am höchsten (Tab. 3-9). Auch die Steigung in der -F/-N Variante war deutlich höher als in den restlichen Varianten. Ein Vergleich der Mittelwerte der aus jeder Kurve errechneten Quotienten der Y- zu X-Werten ergab signifikante Unterschiede im Anstieg zwischen den Varianten (ANOVA: df: 3/34; $F=40,71$; $p<0,001$). Dabei waren die Quotienten in der +F/+N und -F/-N Variante signifikant höher als in der -F/+N und +F/-N Variante (Post Hoc Test: LSD von $p=0,012$ bis $p=0,028$).

Tab. 3-9: Ergebnisse der linearen Regressionsanalyse zwischen den Methankonzentrationen und den $\ln(x+1)$ -transformierten kumulativen Sedimentationen des organischen Kohlenstoffs. Für signifikante Regressionen sind Steigungswerte mit den 95%-Konfidenzintervallen sowie die Regressionskoeffiziente dargestellt.

	Variante			
	-F/+N	-F/-N	+F/-N	+F/+N
Steigung	5,16 3,39-6,93	6,20 4,62-7,78	4,45 3,38-5,53	7,00 1,49-12,5
Signifikanz, p	<0,001	<0,001	<0,001	0,02
Regressionskoeffizient, R^2	0,85	0,91	0,93	0,56

3.4.2 Bedeutung der Quantität und Qualität des organischen Kohlenstoffs für das mikrobielle Abbaupotenzial des sedimentierten Materials: Ergebnisse der Laborversuche

3.4.2.1 Einfluss des organischen Kohlenstoffs auf das aerobe Abbaupotenzial des sedimentierten Materials

Das aerobe Abbaupotenzial, welches als biologischer Sauerstoffbedarf des sedimentierten Materials innerhalb von 10 Tagen (BSB_{10}) gemessen wurde, variierte stark während der Untersuchungszeiträume und zwischen den Varianten. Der niedrigste BSB_{10} -Wert betrug $0,2 \text{ mgO}_2 \text{ mgTM}^{-1}$ (+F/-N im Jahr 2006) und der höchste $1,0 \text{ mgO}_2 \text{ mgTM}^{-1}$ (-F/+N im Jahr 2006) (Tab. 3-10). Unabhängig vom Fischbesatz waren die mittleren BSB_{10} -Werte in den +N Varianten höher als in den -N Varianten. Die Unterschiede waren jedoch nur 2007 statistisch signifikant (Wilcoxon: 2007: $p=0,003$, $n=16$):

Tab. 3-10: Mittlere Werte des biologischen Sauerstoffbedarfs des sedimentierten Materials in 10 Tagen (BSB_{10} , $\text{mgO}_2 \text{ mgTM}^{-1}$) aus den Versuchsvarianten der Untersuchungsjahre 2006 ($n=6$) und 2007 ($n=8$). In Klammern sind die niedrigsten und die höchsten Werte angegeben.

Untersuchungsjahr	Variante			
	-F/+N	-F/-N	+F/-N	+F/+N
2006	0,73	0,59	0,45	0,51
	(0,42 - 1,02)	(0,36 – 0,81)	(0,17 – 0,66)	(0,36 - 0,69)
2007	0,71	0,53	0,62	0,76
	(0,60 – 0,86)	(0,33 – 0,73)	(0,5 – 0,67)	(0,63 – 0,93)

Die BSB_{10} -Werte hingen am stärksten vom Gehalt der Trockenmasse an organischem Kohlenstoff (POC_{SedMat}) ab (Abb. 3-33). Der Anstieg des POC_{SedMat} erklärte 24% des Anstiegs des BSB_{10} im sedimentierten Material, unabhängig davon aus welcher Variante die Proben stammten. Generell jedoch waren die POC_{SedMat} -Werte in den Proben aus nährstoffreichen Varianten (-F/+N und +F/+N) höher als in den nährstoffarmen Varianten (Abb. 3-23A). Fast 65% dieser Proben hatten mehr als 30% POC pro Trockenmasseeinheit. Im Vergleich dazu hatten nur 28% der Proben aus den nährstoffarmen Varianten mehr als 30% POC in der Trockenmasse. Daraus lässt sich schlussfolgern, dass aufgrund eines höheren Kohlenstoffgehaltes im sedimentierten Material der nährstoffreichen Varianten generell auch höhere BSB_{10} -Werte in den +N Varianten gemessen wurden (Tab. 3-10).

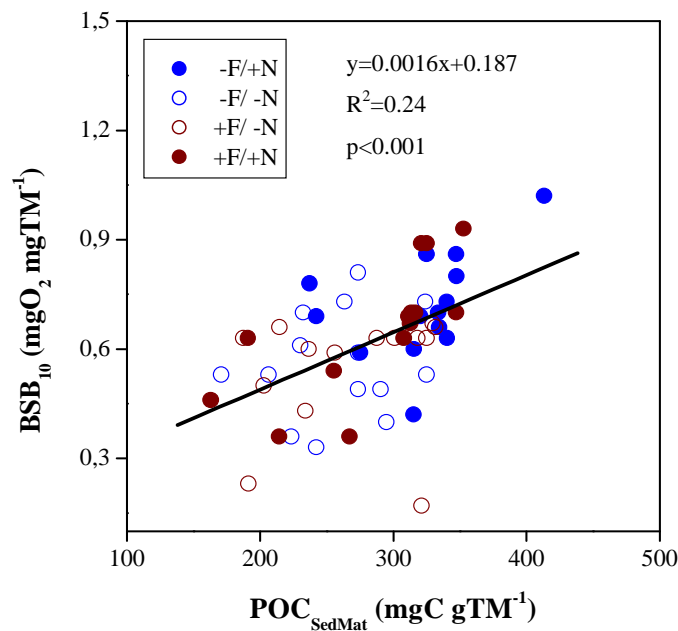


Abb. 3-33: Zusammenhang zwischen dem 10-tägigen biologischen Sauerstoffbedarf (BSB_{10}) des sedimentierten Materials und dem organischen C-Gehalt (POC_{SedMat}) (A) und dem P-Gehalt (TP_{SedMat}) im sedimentierten Material (B). In die Analyse wurden Werte aus den Jahren 2006 und 2007 einbezogen.

3.4.2.2 Phosphorfreisetzung während des aeroben Abbaupotenzials des sedimentierten Materials

Nach 10 Tagen der BSB-Messung wurden in den Proben die SRP_{10} -Konzentrationen (SRP_{10}) bestimmt, um zu prüfen, wie viel Phosphor infolge des Abbaus ins Wasser freigesetzt wurde. Die SRP_{10} -Werte standen in enger Beziehung zu den BSB_{10} -Werten des sedimentierten Materials. Die Korrelationen waren in den Varianten -F/+N, -F/-N und +F/+N positiv und in der Variante +F/-N negativ (Abb. 3-34). In beiden nährstoffreichen Varianten (-F/+N, +F/+N) nahmen die SRP_{10} -Werte exponentiell zu, wobei der Anstieg in der +F/+N Variante flacher war. Dies wies darauf hin, dass bei gleich hohem Abbaupotenzial mehr Phosphor aus der -F/+N Variante ins Wasser zurückgelöst wurde.

In den nährstoffarmen Varianten (-F/-N und +F/-N) stand die SRP_{10} in einem linearen Bezug zum BSB_{10} . In der -F/-N Variante wurde mit zunehmenden BSB_{10} -Werten Phosphor ins Wasser zurückgelöst. Nur in der Variante +F/-N wurde mit höheren BSB_{10} -Werten weniger Phosphor gemessen. Das Ergebnis zeigt, dass beim Abbau der organischen Substanz Phosphor nicht nur freigesetzt wird (Varianten -F/+N, -F/-N, +F/+N), sondern auch in der partikulären Form bleiben kann (Variante +F/-N).

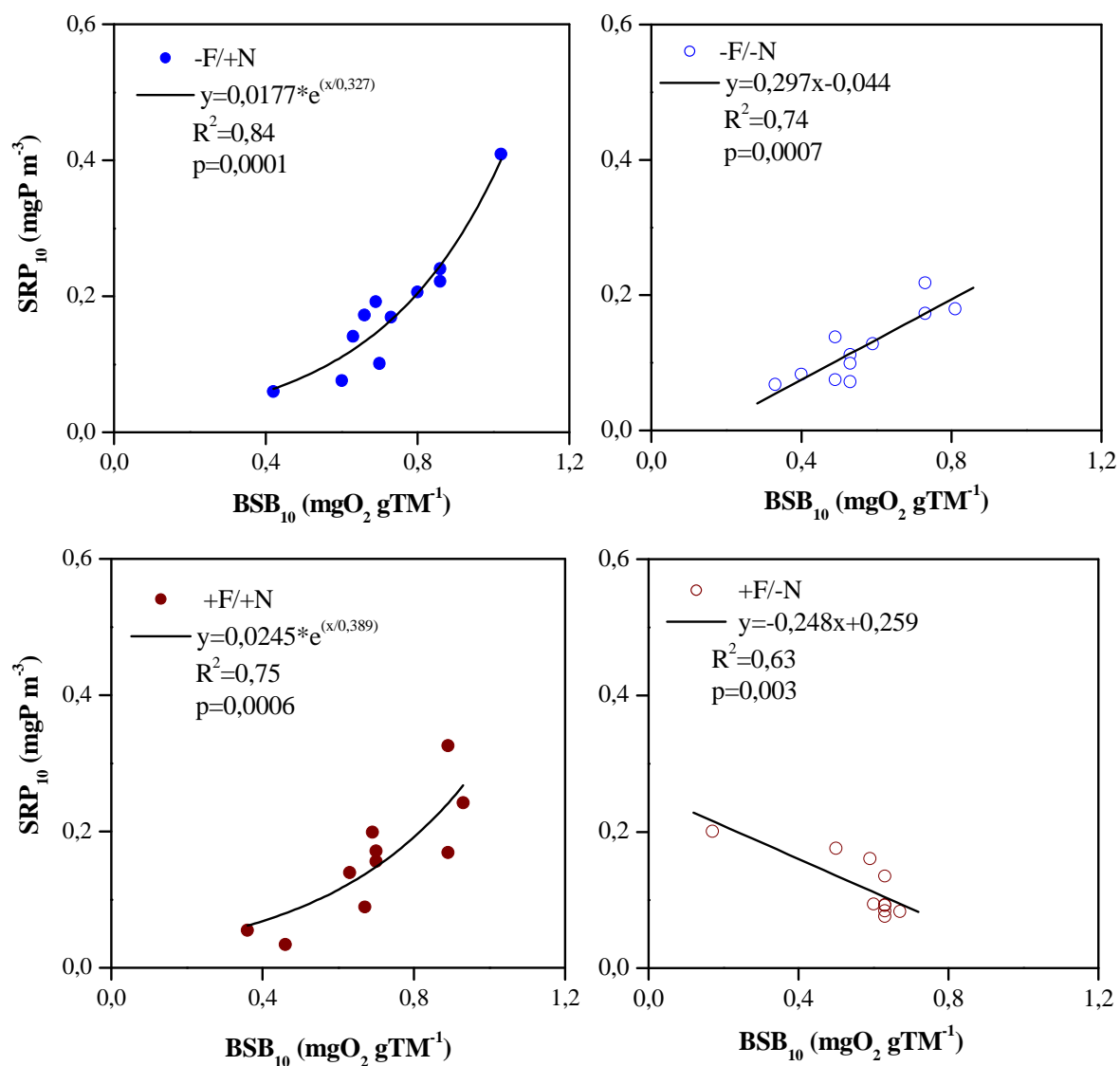


Abb. 3-34: Zusammenhänge zwischen dem nach 10 Tagen ins Wasser freigesetzten Phosphor (SRP_{10}) und dem biologischen Sauerstoffbedarf (BSB_{10}) der jeweiligen Versuchsvarianten.

3.4.2.3 Einfluss des organischen Kohlenstoffs auf das anaerobe Abbaupotenzial des sedimentierten Materials

Neben dem aeroben wurde auch das anaerobe Abbaupotenzial des Materials untersucht. Es wurde als Methanbildungspotenzial (MBP) bestimmt. Ähnlich wie beim aeroben Abbaupotenzial variierten die Werte des MBP zwischen den Varianten stark (Tab. 3-11).

Das MBP erreichten Werte von $1,6 \mu\text{molCH}_4 \text{ mgTM}^{-1}\text{d}^{-1}$ (+F/+N im Jahr 2006) bis $12,2 \mu\text{molCH}_4 \text{ mgTM}^{-1}\text{d}^{-1}$ (+F/+N im Jahr 2007). Bei gleicher Nahrungsnetzmanipulation waren die mittleren MBP-Werte in den +N Varianten höher als in den -N Varianten. Eine Ausnahme bildeten die +F Varianten 2006. In diesem Jahr war das MBP in der +F/-N Variante ($4,14 \mu\text{molCH}_4 \text{ mgTM}^{-1}\text{d}^{-1}$) höher als in der +F/+N Variante ($3,37 \mu\text{molCH}_4 \text{ mgTM}^{-1}\text{d}^{-1}$). Der Effekt der Nährstoffkonzentration für das MBP war also nicht so eindeutig wie beim aeroben Abbau. Auf der anderen Seite hatten auch die -F Varianten gegenüber den +F Varianten mit gleicher Nährstoffbelastung höhere mittlere MBP-Werte, mit Ausnahme der Variante -F/-N im Jahr 2007, in der die mittleren MBP-Werte höher waren als in der +F/-N.

Tab. 3-11: Mittlere Werte des Methanbildungspotenzials des sedimentierten Materials ($\text{mmolCH}_4 \text{ gTM}^{-1}\text{d}^{-1}$) aus den Versuchsvarianten der Untersuchungsjahre 2006 (n=7) und 2007 (n=8). In Klammern sind die niedrigsten und die höchsten Werte angegeben.

Untersuchungsjahr	Variante			
	-F/+N	-F/-N	+F/-N	+F/+N
2006	6,72	4,95	4,14	3,37
	(4,39 - 10,04)	(3,09 - 6,44)	(2,24 - 7,15)	(1,56 - 5,66)
2007	7,00	6,02	6,34	6,76
	(4,76 - 11,86)	(2,47 - 9,33)	(3,71 - 10,99)	(3,08 - 12,16)

Die MBP-Werte zeigten einen statistisch signifikanten Zusammenhang mit dem $\text{POC}_{\text{SedMat}}$ (Abb. 3-35). Diese Einflussgröße erklärte 40% der MBP-Variabilität. Dabei lagen die meisten Punkte aus den -F Varianten über der Regressionsgerade und die meisten Punkte aus den +F Varianten darunter. Dies bedeutet, dass bei gleich hohem spezifischem Gehalt an organischem Kohlenstoff mehr Methan in den -F Varianten entstand als in den +F Varianten. Regressionsanalysen von diesen beiden Gruppen zeigten unterschiedliche Steigungen der Geraden (Tab. 3-12). Jedoch waren diese Unterschiede aufgrund der Streuung der Werte in beiden Gruppen nicht signifikant (t-test: df=58; F=547; p=0,463).

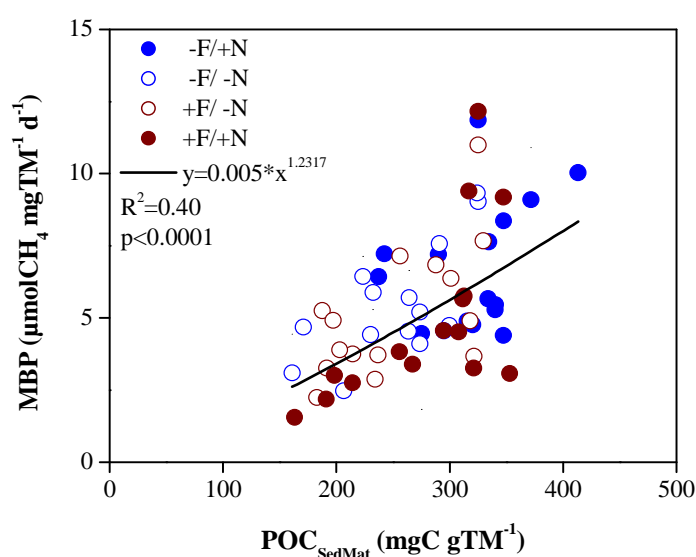


Abb. 3-35: Zusammenhang zwischen dem Methanbildungspotenzial (MBP) und dem organischen Kohlenstoff im sedimentierten Material ($\text{POC}_{\text{SedMat}}$).

Dennoch wurde im Jahr 2006 der organische Kohlenstoff in den -F Varianten durchschnittlich effektiver in Methan umgesetzt als in den +F Varianten (Abb. 3-36). Besonders hohe MBP-Werte traten im Juni und Juli auf, wenn die Zooplanktonbiomasse in den -F Varianten hoch war. In den +N Varianten war die Effizienz der C-Umsetzung in der -F Variante signifikant höher als in der +F Variante (Wilcoxon: $p=0,05$, $n=8$). In den nährstoffarmen Varianten wurde dieser Trend bis Ende Juli beobachtet. Danach waren die MBP-Werte auch in der +F Variante vergleichbar mit denen aus der -F Variante. Deshalb waren die Unterschiede im saisonalen Verlauf nicht mehr signifikant (Wilcoxon: $p=0,263$, $n=8$).

Tab. 3-12: Ergebnisse einer linearen Regressionsanalyse zwischen dem Methanbildungspotenzial (MBP) (logarithmisch transformiert) und dem organischen Kohlenstoff im sedimentierten Material ($\text{POC}_{\text{SedMat}}$).

	Varianten	
	-F/+N und -F/-N	+F/+N und +F/-N
Signifikanz, p	<0,001	<0,001
Regression, R^2	0,41	0,44
Steigung	0,002	0,006

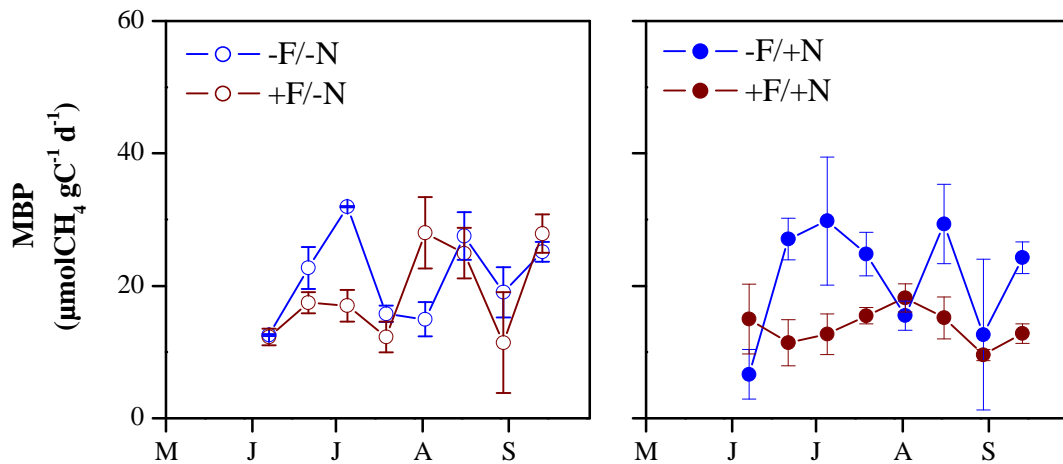


Abb. 3-36: Zeitlicher Verlauf des Methanbildungspotenzials bezogen auf den organischen Kohlestoffgehalt im sedimentierten Material im Jahr 2006.

3.5 Phosphorhaushalt im Hypolimnion und Sediment des Sees

3.5.1 Veränderungen der Phosphorkonzentrationen im Hypolimnion

Im Gegensatz zu den Veränderungen der TP-Konzentrationen im Epilimnion, die je nach experimenteller Behandlung eine hohe Variabilität zeigten, waren die Verhältnisse im Hypolimnion einheitlicher und unabhängiger von den einzelnen Versuchsvarianten. Die TP-Konzentrationen blieben entweder relativ konstant (2005) oder zeigten einen deutlich ansteigenden Trend (2006 und 2007) (Abb. 3-37). In den +N Varianten waren die TP-Konzentrationen im Jahr 2005 am höchsten und in den darauf folgenden Jahren waren sie immer deutlich niedriger. Diese Tendenz war auch in den beiden -N Varianten sichtbar, aber in geringerem Maß. Die Veränderungen der TP-Konzentrationen in allen Varianten wurden meistens durch die Veränderungen der SRP-Konzentrationen gesteuert. Generell war der Anteil des SRP in TP über 50%. Nur in den beiden -N Varianten 2007 blieben die SRP-Konzentrationen im Vergleich zu den TP-Konzentrationen mit einem Anteil unter 40% verhältnismäßig gering.

Die SRP-Konzentrationen im Hypolimnion erreichten unterschiedlich hohe Werte zwischen den Untersuchungsjahren (Abb. 3-37). Dabei lagen die Werte zwischen den Varianten in den Jahren 2005 und 2006 deutlich weiter auseinander als im Jahr 2007. Innerhalb der einzelnen Untersuchungsjahre waren die SRP-Konzentrationen bei gleicher Nahrungsnetzstruktur in den +N Varianten signifikant höher als in den -N Varianten (Wilcoxon: 2005: $n=12$, $p=0,002$; 2006: $n=16$, $p=0,0008$; 2007: $n=18$, $p=0,0004$). Weiterhin wurden starke Effekte der manipu-

lierten Nahrungsnetzstruktur auf die SRP-Konzentrationen beobachtet. Sie waren 2005 und 2006 im Enclosure -F/-N signifikant höher als in der +F/-N Variante (Wilcoxon: 2005: $n=6$, $p=0,028$; 2006: $n=8$, $p=0,011$). In der -F/+N Variante waren die SRP-Konzentrationen dagegen in allen Beobachtungsjahren signifikant niedriger als in der +F/+N Variante (Wilcoxon: 2005: $n=6$, $p=0,028$; 2006: $n=8$, $p=0,012$, 2007: $n=9$, $p=0,017$).

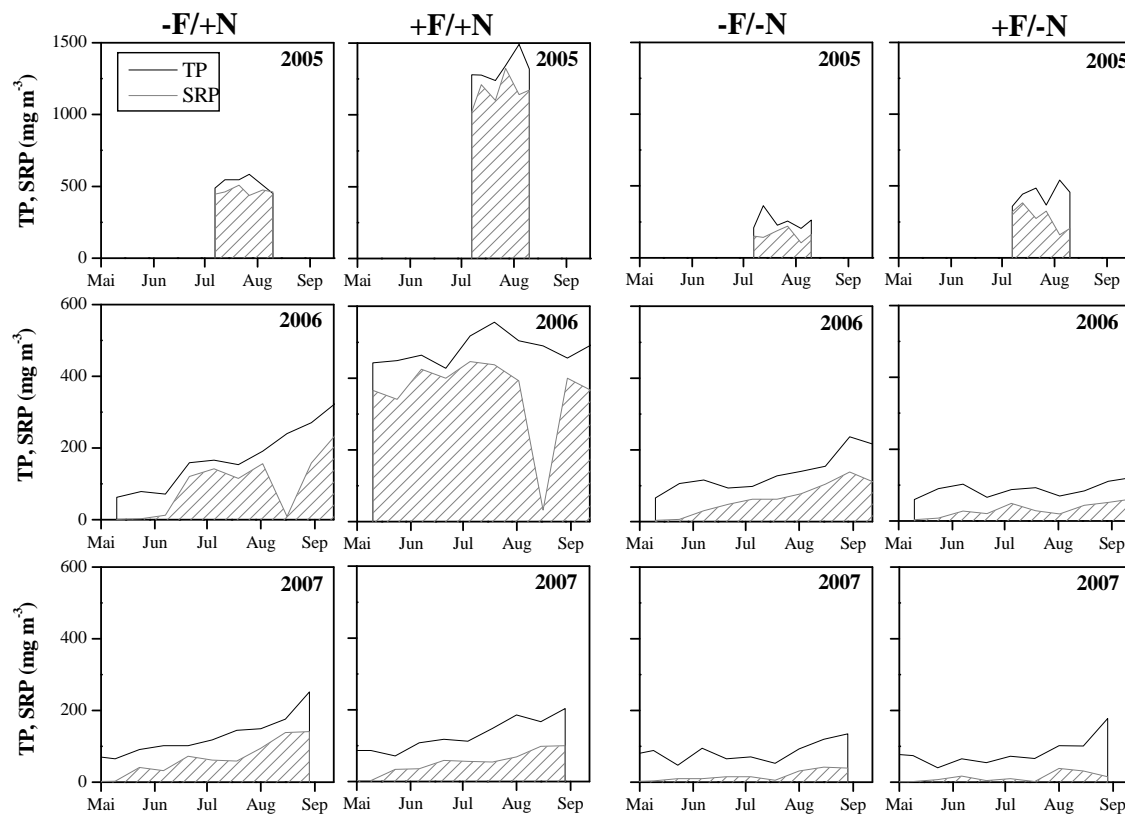


Abb. 3-37: Verlauf der SRP- und TP-Konzentrationen im Hypolimnion in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre (unterschiedliche Skalierung beachten).

Die Berechnungen der relativen Veränderungen der TP-Konzentrationen während der Untersuchungszeiträume zeigte, dass generell die höchsten relativen Anstiege der TP-Konzentrationen in allen Varianten 2007 und die niedrigsten 2005 stattfanden (Tab. 3-13). Weiterhin waren im selben Beobachtungsjahr die relativen Veränderungen der TP-Konzentration in den beiden -N Varianten höher als in den +N Varianten. Im Jahr 2005 haben sich die TP-Konzentrationen in den -F/+N und +F/+N Varianten vom Anfang bis zum Ende des Experiments kaum verändert. Im Gegensatz dazu stiegen die TP-Konzentrationen 2007 während des Experiments in beiden Varianten um ca. 180% an. In der +F/-N Variante wurde im Jahr 2007 ein prozentualer Anstieg der TP-Konzentration sogar um 345% beobachtet.

Tab. 3-13: Absolute ($\text{mgP m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) und relative (%) TP-Zunahmen im Hypolimnion in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre. Werte wurden für die Zeiträume berechnet, in denen keine Nährstoffzugaben ins Epilimnion erfolgten (7. Jul. - 10. Aug. 2005; 21. Jun. - 02. Aug. 2006; 23. Mai - 04. Jul. 2007).

	Absolute TP-Zunahme ($\text{mgP m}^{-2} \text{ d}^{-1}$)			Relative TP-Zunahme (%)		
	2005	2006	2007	2005	2006	2007
Nährstoffreiche Varianten						
-F/+N	-8,8	19,2	10,3	-7,7	235,2	58,2
+F/+N	9,4	3,0	14,8	3,1	5,7	105,6
Nährstoffarme Varianten						
-F/-N	12,5	11,6	1,2	25,4	63,2	12,8
+F/-N	6,9	3,4	5,3	27,5	26,5	67,5

3.5.2 Gesamtposphor und Phosphorbindungsformen im Sediment am Ende der thermischen Schichtung

Der höchste TP-Gehalt (TP_{Sed}) wurde im Sediment der -F/+N Variante im Jahr 2005 ($3770 \mu\text{gP gTM}^{-1}$) und der niedrigste in der -F/-N Variante im Jahr 2007 ($1480 \mu\text{gP gTM}^{-1}$) gemessen (Abb. 3-38).

Innerhalb der einzelnen Experimente waren die TP_{Sed} -Werte in der Trockenmasse der Sedimente bei der -F/+N Variante immer am höchsten. Die anderen Ergebnisse zeigen ein uneinheitliches Bild. So war im Jahr 2005 der TP_{Sed} in der -F/-N Variante deutlich höher als in der +F/+N Variante. Im darauf folgenden Jahr, nachdem die Enclosure-Anlage an einen neuen Standort versetzt worden war, hatten sich die Verhältnisse umgekehrt. Im Jahr 2007 schließlich waren die Unterschiede zwischen allen Varianten gering. Außerdem spielte auch der Beobachtungszeitraum eine Rolle. Grundsätzlich waren die TP_{Sed} -Werte 2005 am höchsten und 2007 am niedrigsten. Um die Effekte der Varianten auszuschließen, und die Werte direkt vergleichen zu können, wurden die Messungen der -F/+N Variante für jedes Beobachtungsjahr normiert auf 100%. Die Werte aus anderen Varianten wurden dementsprechend umgerechnet. Ein Vergleich der Mittelwerte zeigte für jede Variante aus den drei Beobachtungsjahren, dass nur die TP_{Sed} -Werte in der -F/+N Variante von allen anderen signifikant unterschiedlich waren (t-Test, parallele Messungen einbezogen: $\text{df}=10$, -F/+N mit -F/-N: $t=4,94$, $p=0,001$; mit +F/-N: $t=2,93$, $p=0,028$; mit +F/+N: $t=3,13$, $p=0,018$).

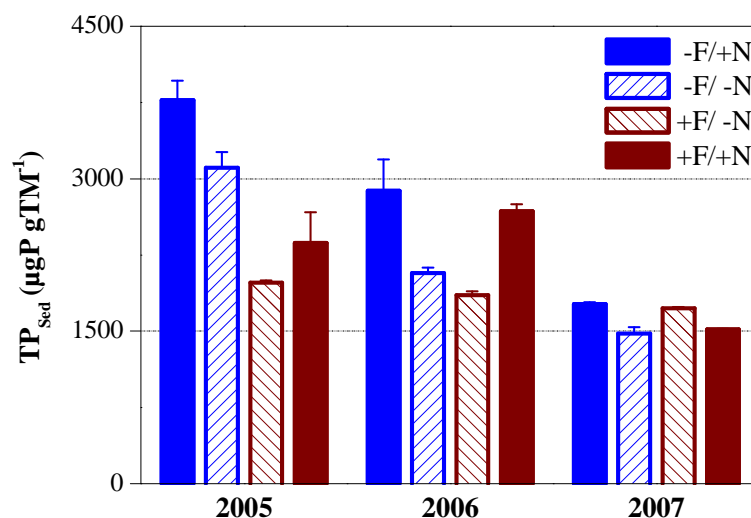


Abb. 3-38: TP-Gehalte (TP_{Sed}) je Trockenmasseeinheit in der 0-1 cm Sedimentlamelle am Ende der Experimente in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre. Die Fehlerbalken stellen die Standardabweichung der Parallelmessungen dar (n=2).

Die P-Fraktionierung ermöglichte die qualitative Analyse der P-Verbindungen, die an der Sedimentoberfläche (0-1 cm) am Ende der Experimente enthalten waren. Die prozentuale Verteilung der P-Bindungsformen war zwischen den Varianten gleicher Nährstoffbelastung ähnlich (Abb. 3-39). In den nährstoffreichen Varianten (-F/+N und +F/+N) waren der Anteil der redoxsensitiven P-Fraktion (BD-TP) in den Untersuchungsjahren 2005 und 2006 sowie der Anteil der organischen P-Fraktion (NaOH-NRP) im Jahr 2007 am höchsten.

In den nährstoffarmen Varianten (-F/-N und +F/-N) war der Anteil der organischen P-Fraktion (NaOH-NRP) 2005 und 2007 am höchsten (Abb. 3-39). Dabei waren sie in der +F/-N Variante immer höher. Im Jahr 2006 dagegen war der Anteil dieser Fraktion war niedrig und der Anteil der leicht verfügbaren und labil adsorbierten P-Fraktion (NH_4Cl -P) in den beiden Varianten deutlich höher.

Signifikante Unterschiede wurden nur bei den prozentualen Anteilen der BD-Fraktion im Jahr 2005 und 2006 zwischen den nährstoffreichen und den nährstoffarmen Varianten festgestellt (Abb. 3-39). Die beiden +N Varianten hatten signifikant höhere Anteile der BD-Fraktion im Vergleich zu den -N Varianten (t-Tests, jeweils n=8; t von -8,89 bis 6,23, p von 0,001 bis 0,044). Im Jahr 2007 spielte diese P-BF dagegen eine geringere Rolle in den nährstoffreichen Varianten, so dass Werte aus diesem Jahr zu nicht signifikantem Ergebnis führten. Andere P-Fractionen blieben in den meisten Fällen unter 10% (Abb. 3-39). Es wurden keine signifikanten Unterschiede zwischen den Varianten gefunden.

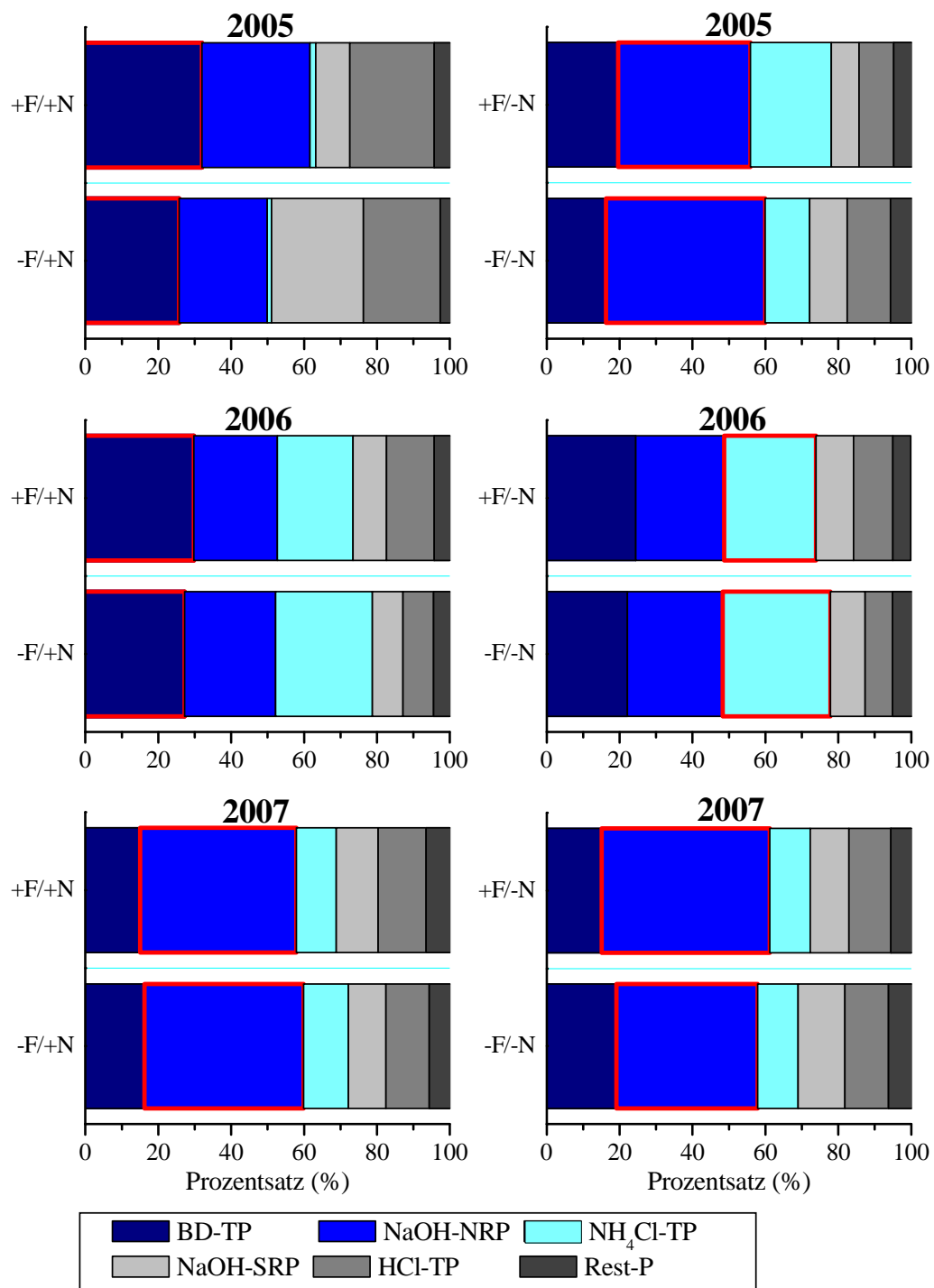


Abb. 3-39: Prozentuale Anteile der P-Bindungsformen in Sedimenten aller Versuchsvarianten am Ende der Experimente der drei Untersuchungsjahre. Rot sind die Anteile der jeweils vorherrschenden Bindungsform in jeder Variante markiert.

3.5.3 Bedeutung des Phosphors im sedimentierten Material für den Phosphorhaushalt im Sediment

Die Unterschiede der TP_{Sed} -Werte zwischen den Varianten und den Jahren (Abb. 3-38) ähnelten den Unterschieden in den mittleren TP_{SedMat} -Werten (Abb. 3-27). Die TP_{Sed} - sowie die TP_{SedMat} -Werte waren innerhalb eines Untersuchungsjahres immer in der -F/+N Variante am höchsten. Außerdem wurden die niedrigsten Gehalte beider Größen in der +F/-N Variante in den Jahren 2005 und 2006 sowie in der -F/-N Variante im Jahr 2007 festgestellt. Eine Zusammenstellung der mittleren TP_{SedMat} - und der TP_{Sed} -Werte ergab eine positive Korrelation (Abb. 3-40). Allerdings waren die TP-Gehalte im Sediment in allen Varianten geringer als die TP-Gehalte im sedimentierten Material. Die relativen TP-Verluste variierten zwischen 7 und 60% (Abb. 3-41). Dabei wurde kein Muster gefunden, das auf systematische Unterschiede zwischen den Varianten hinwies. Im Jahr 2005 wurden die deutlichsten Unterschiede zwischen den Varianten gefunden. In der -F/-N Variante wurde der niedrigste und in der +F/+N Variante der höchste TP-Verlust verzeichnet. Ein ähnliches Bild trat auch 2007 auf, aber die Unterschiede zwischen den Varianten waren deutlich geringer.

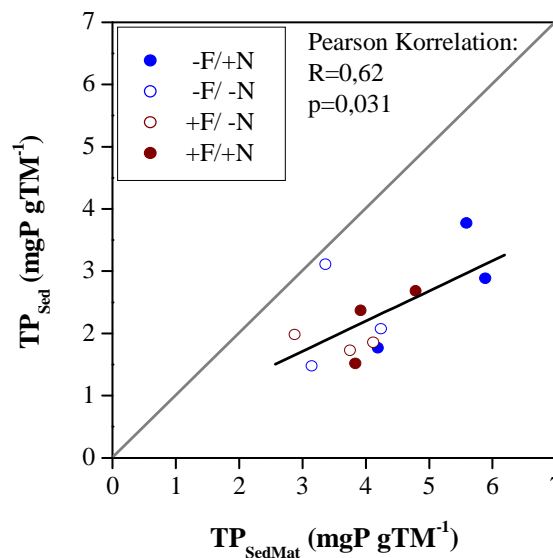


Abb. 3-40: Zusammenhang zwischen dem TP-Gehalt im sedimentierten Material (TP_{SedMat}) und dem TP-Gehalt im Sediment (TP_{Sed}). Die Linien zeigen das 1:1 Verhältnis (grau) und die Regressionsgerade (schwarz).

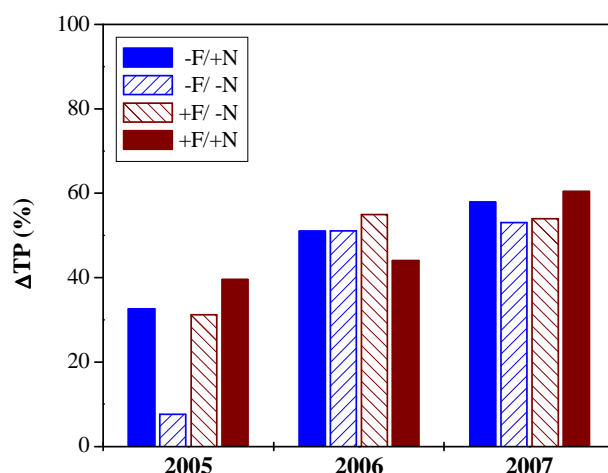


Abb. 3-41: Relative Unterschiede zwischen dem mittleren spezifischen TP-Gehalt im sedimentierten Material und dem spezifischen TP-Gehalt im Sediment in den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahre.

Da im Jahr 2007 die P-Bindungsformen auch im sedimentierten Material bestimmt wurden, konnten ihre Veränderungen im Vergleich zu den Sedimenten verfolgt werden. Vom gesamten Phosphorpool nahmen in den Sedimenten aller Variante die NH_4Cl -SRP und BD-TP Bindungsformen am stärksten ab (Abb. 3-42). Der höchste Anstieg wurde dagegen in der NaOH-NRP Bindungsform verzeichnet. Dies deutet darauf hin, dass sedimentierte NH_4Cl -SRP und BD-TP Bindungsformen vor allem in organische P-Formen (NaOH-NRP) transformiert wurden. Die stärksten Zunahmen der NaOH-NRP Bindungsform wurden in den beiden +N Varianten beobachtet. Gleichzeitig nahm in der -F/+N Variante die NH_4Cl -SRP Bindungsform und in der +F/+N Variante die BD-TP Bindungsform am stärksten ab. In der -F/-N Variante wurden außerdem relativ hohe Zunahmen der HCl-TP Bindungsform beobachtet.

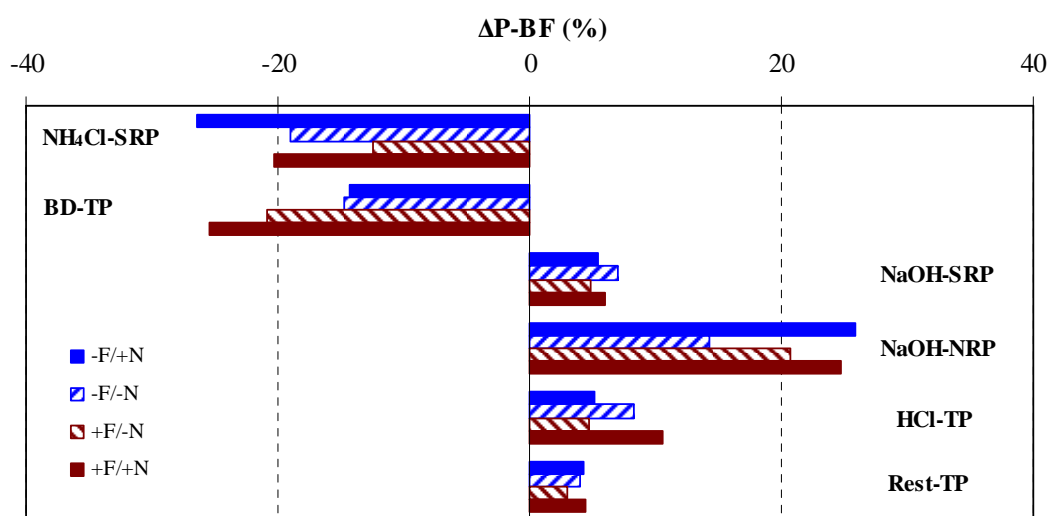


Abb. 3-42: Änderungen der prozentualen Anteile von P-Bindungsformen ($\Delta\text{P-BF}$ (%)) zwischen dem sedimentierten Material und dem Sediment in den Varianten im Jahr 2007. Negative Werte bedeuten die Abnahme der jeweiligen P-BF im Sediment im Vergleich zu sedimentierten Material.

Die TP-Gehalte im Sediment waren mit zwei P-Bindungsformen der Sedimente stark positiv korreliert: den redoxsensitiven (BD-TP) und den calcitgebundenen (HCl-TP) (Tab. 3-14). Dagegen zeigten die organischen P-Bindungsformen (NaOH-NRP) und die labilen (NH₄Cl-TP) keine systematische Wirkung auf den TP-Gehalt im Sediment.

Wie schon in der Abb. 3-40 gezeigt, ließen sich die Unterschiede in den TP-Gehalten im Sediment im Wesentlichen durch die TP-Gehalte im sedimentierten Material erklären. Die Korrelationsanalysen zeigten auch, dass die TP_{SedMat}-Werte mit den mittleren TP_{Epi} und SRP_{Epi}-Werten stark korrelierten. Weiterhin ergaben sich positive Zusammenhänge zwischen den TP_{Epi}-Werten und den BD-TP sowie den HCl-TP-Formen. Diese Korrelationen weisen darauf hin, dass die TP-Gehalte im Sediment, und besonders die BD-TP und HCl-TP Formen, durch die P-Konzentrationen im Epilimnion gesteuert wurden.

Tab. 3-14: Ergebnisse der Korrelationsanalyse zwischen den TP-Gehalten im Sediment (TP_{Sed}) und den P-Bindungsformen im Sediment: redoxsensitiv (BD-P), organisch (NaOH-NRP), calcitgebunden (HCl-TP) und labil (NH₄Cl-TP), den epilimnischen TP- und SRP-Konzentrationen (entsprechend TP_{Epi} und SRP_{Epi}) und den TP-Gehalten im sedimentierten Material (TP_{SedMat}). In die Analyse wurden saisonale Mittelwerte aus den Versuchsvarianten der drei Untersuchungsjahren einbezogen (n=12). Folgende Signifikanzniveaus wurden benutzt: * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001.

	TP _{Sed}	BD-TP	NaOH-NRP	HCl-TP	NH ₄ Cl-TP	TP _{Epi}	SRP _{Epi}
TP _{Sed}							
BD-TP	0,90 ^{***}						
NaOH-NRP	0,49	0,16					
HCl-TP	0,75 ^{**}	0,79 ^{**}	0,32				
NH ₄ Cl-TP	0,25	0,19	-0,08	-0,40			
TP _{Epi}	0,66 [*]	0,79 ^{**}	0,12	0,90 ^{***}	-0,35		
SRP _{Epi}	0,72 ^{**}	0,80 ^{**}	0,16	0,91 ^{***}	-0,32	0,97 ^{***}	
TP _{SedMat}	0,62 [*]	0,70 [*]	-0,18	0,46	0,26	0,66 [*]	0,72 ^{**}

4 Diskussion

4.1 Veränderungen der Biomasse und Struktur des Planktons infolge der Nahrungsnetzmanipulation

In den Enclosureexperimenten im Dagowsee wurden Nährstoffgehalt und trophische Struktur des Pelagials experimentell manipuliert, um die Auswirkungen dieser Faktoren auf die Sedimentations- und Stoffumsatzprozesse in einem thermisch geschichteten See zu untersuchen. Dabei waren die Veränderungen in der Struktur der Planktongemeinschaft sowie ihre zeitliche Entwicklung während der Experimente der Ausgangspunkt für Untersuchungen zum Nährstoffhaushalt. Die Nährstoffzugaben simulierten eine hohe Ressourcenverfügbarkeit, die für hoch eutrophe Gewässer charakteristisch ist und primär die Entwicklung des Phytoplanktons fördert. Durch Besatz bzw. die Entfernung von planktivoren Fischen wurden Systeme mit zwei verschiedenen trophischen Zuständen simuliert, woraus strukturelle und funktionelle Veränderungen in der Planktonentwicklung folgten. Diese Effekte sind bekannt und wurden sowohl in Enclosure- (z. B. POST & MCQUEEN 1987, MAZUMDER et al. 1990 a, b, KURMAYER & WANZENBÖCK 1996, LAROCQUE et al. 1996, RAMCHARAN et al. 1996, VANNI et al. 1997) als auch in Ganz-Seen-Experimenten (z. B. LAMPERT & TAYLOR 1985, BENNDORF et al. 1988, 2000, KASPRZAK et al. 1993a, b, KASPRZAK & LATHROP 1997, MEHNER et al. 2001, LATHROP et al. 2002, FINDLAY et al. 2005, OLIN et al. 2006, AMUNDSEN et al. 2009) getestet. In den Enclosureexperimenten im Dagowsee wurden deutliche Effekte der Fische auf die pelagische Gemeinschaft des Zoo- sowie des Phytoplanktons festgestellt. Generell waren in den Enclosures ohne planktivore Fische die Biomassen des Crustaceenplanktons höher und die Chla-Konzentrationen niedriger. Der Besatz von planktivoren Fischen resultierte in einer niedrigeren Biomasse des gesamten Crustaceenplanktons, darunter vor allem der Daphnien und calanoiden Copepoden. An ihrer Stelle entwickelten sich vor allem cyclopoide Copepoden und kleine Cladocera (*Bosmina* sp., *Ceriodaphnia* sp., *Diaphanosoma* sp.). Diese Ergebnisse stimmen gut mit denen aus bereits vorhandenen Studien überein: Auch in anderen Untersuchungen hat die Manipulation der Nahrungsnetzstruktur ebenso deutliche Veränderungen der Zooplanktonbiomasse, vor allem der Gattung *Daphnia* verursacht, da sie von den Fischen bevorzugt gefressen wurde (POST & MCQUEEN 1987, BENNDORF et al. 1988, BRETT & GOLDMAN 1996, KURMAYER & WANZENBÖCK 1996, LAROCQUE et al. 1996, RAMCHARAN et al. 1996, VANNI et al. 1997, OLIN et al. 2006, KASPRZAK et al. 2007). Außer Daphnien waren die Biomassen von z. B. *Diaptomus* sp. (POST & MCQUEEN 1987), *Holopedium* sp. oder *Cyclopoida* (VANNI et al. 1997), je nach Zusammensetzung des Zooplanktons in den untersuchten Systemen, dominiert. Überraschend waren jedoch die quantitativen Unterschiede in der Zooplanktonentwicklung während der Enclosureexperimente. Trotz eines hohen Fischbe-

satzes von 4 g m^{-3} (entspricht 320 kg ha^{-1}) waren die Unterschiede in den gesamten Biomassen des Crustaceenplanktons zwischen den +F und -F Varianten verhältnismäßig niedrig. In den +F Varianten blieb die Zooplanktonkonzentration fast nie unter einem Wert von 50 mgC m^{-3} . Im Vergleich zu den Ganz-Seen-Studien wurden ähnliche Zooplanktonkonzentrationen schon bei einer Fischbiomasse von ca. $120\text{--}165\text{ kg ha}^{-1}$ erreicht (REINERTSEN et al. 1990, BENNDORF 1990, 1995, KASPRZAK et al. 2003). In anderen Enclosureexperimenten wurden solche Effekte schon bei einer Fischbiomasse $<50\text{ kg ha}^{-1}$ beobachtet (POST & MCQUEEN 1987). Als direkte Ursachen für diese Diskrepanzen sind vor allem die Unterschiede im Fraßdruck (KURMAYER & WANZENBÖCK 1996) und im Entwicklungsstadium (MEHNER & THIEL 1999) der jeweiligen Fischarten sowie im Entwicklungspotenzial des gesamten Zooplanktons (LUECKE et al. 1990, VANNI et al. 1997) zu nennen. Nach KURMAYER & WANZENBÖCK (1996) üben Barsche gefolgt durch Plötzen und Karpfen den höchsten Fraßdruck auf große Crustaceen aus. Jedoch haben die Untersuchungen von LUECKE et al. (1990) gezeigt, dass die Futterzusammensetzung des adulten Amerikanischen Flussbarsches (*Perca flavescens*) zu über 90% aus Daphnien und nach ihrem Rückgang aus *Leptodora* sowie in geringem Anteil aus anderen Crustaceen bestand, was zum Anstieg des relativen Anteiles von Calanoida und Copepoda im Zooplankton führte. Große Diskrepanzen in der Nahrungszusammensetzung der planktivoren Fische treten vor allem zwischen den larvalen (bis 20 mm) und 0+ (>20 mm) Stadien auf (KEAST 1980, CRYER et al. 1986, POST & MCQUEEN 1987, BOERSMA et al. 1996, MEHNER & THIEL 1999). Fischlarven bevorzugen kleine Zooplanktonorganismen, wie z. B. die cyclopoiden Copepoden und kleine Cladoceren (z. B. *Bosmina longirostris*) (KEAST 1980, CRYER et al. 1986, KAIRESAALO & SEPPÄLÄ 1987), während größere Fische Daphnien und große Calanoida fressen (POST & MCQUEEN 1987, BOERSMA et al. 1996, MEHNER & THIEL 1999). Aus anderen Arbeiten geht auch hervor, dass aufgrund des selektiven Fischfraßdrucks sich anstelle von großem Zooplankton oft Bosminidae, cyclopoiden Copepoden oder Rotifera in fischreichen Systemen verstärkt entwickelten (POST & MCQUEEN 1987, LAMMENS 1988, BENNDORF et al. 1988, 2000, MAZUMDER et al. 1990b, RAMCHARAN et al. 1996, VANNI et al. 1997, ATTAYDE & HANSSON 2001). Das haben die Ergebnisse dieser Studie bestätigt. Grundsätzlich dominierten die cyclopoiden Copepoden in den +F Varianten und ihre Biomasse war größer als in den -F Varianten, was zu geringeren Unterschieden in der gesamten Zooplanktonbiomasse zwischen den Varianten führte. In den Systemen, deren Zooplankton fast ausschließlich aus Daphnien bestand, war deshalb die Wirkung von geringerer Fischbiomasse effizienter (MCQUEEN & POST 1988, LUECKE et al. 1990) als in den Systemen, wo die Zooplanktongemeinschaft heterogener war und andere Zooplanktongruppen ein hohes Entwicklungspotenzial hatten (VANNI et al. 1997). In der vorliegenden Studie konnte das Entwicklungspotenzial der zooplanktivoren Gruppen in den -F Varianten beobachtet werden, in denen die Gesamtbiomasse des Crustaceenplanktons überwiegend über 200 mgC m^{-3} lag und die maximalen Werte von über 400 mgC m^{-3} erreicht wurden (Abb. 3–5). Diesbezüglich reduzierten die eingesetzten planktivoren Fische der +F Varianten 4–8fach die Zooplanktonbiomasse. Solche eine Wirkung ist vergleichbar mit den oben aufgeführten Beispielen in Systemen mit geringerer

Fischbiomasse (REINERTSEN et al. 1990, BENNDORF 1990, 1995, KASPRZAK et al. 2003) sowie in Systemen mit ähnlichem Fischbesatz (VANNI et al. 1997). Doch aufgrund des selektiven Fraßdruckes der eingesetzten Fische sowie des hohen Entwicklungspotenzials des Zooplanktons im Dagowsee konnte die gesamte Zooplanktonbiomasse nicht stärker reduziert werden. Ein natürlich hoher Anteil an kleinen Cladoceren und calanoiden Copepoden in der Gesamtbiomasse des Dagowsee-Zooplanktons förderte ihre Entwicklung anstelle der großen Daphnien in den +F Varianten. Auf der anderen Seite blieb in der vorliegenden Studie die Zooplanktonbiomasse in den -F Varianten nicht auf einem konstant hohen Niveau, sondern variierte stark im saisonalen Verlauf. Nach den Maxima im Mai 2006 und Juni 2007 ging die Zooplanktonbiomasse stark zurück und erreichte erst wieder höhere Werte im August 2006 und 2007 wieder. Dies lag wahrscheinlich mit einer geringen quantitativen und qualitativen Nahrungsverfügbarkeit in den -F Varianten zusammen.

Die Veränderungen in der Zooplanktonbiomasse wirkten sich außerdem auf das Filtrationspotenzial dieser Gemeinschaft aus. Das errechnete Filtrationspotenzial des Zooplanktons war in den +F Varianten deutlich geringer, insbesondere im Jahr 2007, als in den -F Varianten. Dies lag hauptsächlich an deutlich geringeren Zooplanktonbiomassen in den +F Varianten. Kleine Individuen erreichten in den +F Varianten deutlich geringere Biomassen, was für die Filtrationsleistung des gesamten Zooplanktons von großer Bedeutung war. Außerdem sind die individuellen Filtrierraten von kleinen Zooplanktonorganismen deutlich geringer als von großen (KNOEHEL & HOLTBY 1986, STEINER 2002), was zu noch größeren Diskrepanzen im Filtrationspotenzial des gesamten Zooplanktons in den Enclosureexperimenten führte.

Die Veränderung der Zooplanktonbiomasse und -zusammensetzung wirkte sich weiterhin auf die Phytoplanktonentwicklung in den Enclosures aus. Das herbivore Zooplankton (vor allem die Gattung *Daphnia* sowie die Calanoida) trug in den Enclosureexperimenten dazu bei, dass die epilimnische Chla-Fraktion $<30\ \mu\text{m}$ durch ihr Grazing im saisonalen Verlauf stark zurückging. Dieser Effekt wurde sowohl in den nährstoffarmen als auch in den nährstoffreichen Varianten beobachtet. Diese Relation zwischen dem Zoo- und Phytoplankton ist schon bekannt und wurde auch in anderen manipulierten Systemen nachgewiesen (z. B. BLOESCH & BÜRGI 1989, REINERTSEN et al. 1990, BRETT & GOLDMAN 1996, KURMAYER & WANZENBÖCK 1996). Planktivore Fische hatten dagegen einen fördernden Einfluss auf die Biomasse des Phytoplanktons, weil sie das Crustaceenplankton verzehrten sowie effektiv Nährstoffe regenerierten (BRETT & GOLDMAN 1996, VANNI et al. 1997). Trotzdem war in vielen Fällen die Variabilität des Phytoplanktons auf die Top-Down-Manipulation sehr hoch. Eine Ursache dafür war eine Förderung des Phytoplanktons durch Nährstoffverfügbarkeit (Bottom-Up), infolge derer oft eine stärkere Phytoplanktonentwicklung auftrat, als mit der erhöhten Zooplanktondichte zu erwarten war (LEHMAN 1988, BENNDORF 1990, MCQUEEN 1990, DEMELO et al. 1992, KASPRZAK et al. 2003). In vielen Seen wurde dadurch die Phytoplanktonfraktion $<30\ \mu\text{m}$ meist durch das größere Phytoplankton ($>30\ \mu\text{m}$, meistens verschiedene Cyanobakterienarten) ersetzt (BENNDORF 1990, DEMELO et al. 1992, KASPRZAK et al. 2003). So war die Wirkung des herbivoren Zooplanktons auf die gesamte Phytoplanktonbiomasse gemindert,

obwohl die Fraktion $<30\ \mu\text{m}$ stark reduziert wurde. Weitere Ursache für die Variabilität des Phytoplanktons war, außer der Verfügbarkeit von Nährstoffen, die geringe Konkurrenz von großen Phytoplanktonformen gegen die kleineren. Wenn also die Entwicklung des Phytoplanktons gleichzeitig durch Nährstoffe nicht limitiert war, veränderte sich die gesamte Phytoplanktonbiomasse kaum, trotz der Wirkung des herbivoren Zooplanktons (BENNDORF et al. 1988, 1989, BENNDORF 1990, MEHNER et al. 2001, FINDLAY et al. 2005). In den Enclosureexperimenten im Dagowsee wurden andere Verhältnisse beobachtet: Trotz hoher Verfügbarkeit von Nährstoffen wurden in den Jahren 2006 und 2007 in den +N Varianten nur leicht höhere Chla-Konzentrationen im Vergleich zu den -N Varianten festgestellt. Im Jahr 2006 wurde sogar ein kontinuierlicher Anstieg der Chla-Konzentration in der -F/-N Variante beobachtet, der etwa so hoch wie in den +N Varianten war. Weiterhin kam es kaum zur Verschiebung der Größenhäufigkeitsverteilung des Phytoplanktons in Richtung größerer Formen. In den Jahren 2006 und 2007 betrugen die mittleren prozentualen Anteile der Chla-Fraktion $<30\mu\text{m}$ an der Gesamtfraktion des Chlorophyll a in allen Varianten 82 bis 93%. Nur im Jahr 2005 war der Anteil etwas geringer, aber die größeren Fraktionen machten maximal 26% der gesamten Chla-Konzentration im Epilimnion aus. Damit blieb auch fast das gesamte Phytoplankton unter Kontrolle des Zooplanktons.

Im Epilimnion der Enclosures im Dagowsee waren die großen Bacillariophyceen und Hormonogonales nur am Anfang der Experimente in größeren Mengen vertreten. Später verschwanden sie ganz oder waren nur noch in geringen Mengen vorhanden. An ihrer Stelle entwickelten sich bewegliche Taxa der Chrysophyceen und kleine Formen der Chlorophyceen. Eine Ursache für die permanente Dominanz von kleinen Phytoplanktonformen war vermutlich die stark eingeschränkte turbulente Durchmischung des Wasserkörpers in den Enclosures, die sich aus dem völlig abgegrenzten Volumen ergab. Da die hydrodynamischen Bedingungen für die Zusammensetzung und Größenhäufigkeitsverteilung des Phytoplanktons in der Wassersäule eine wichtige Rolle spielen (ARIN et al. 2002, JÄGER et al. 2008), dominieren bei geringer Turbulenz oft kleine und bewegliche Taxa (wie z. B. Flagellaten) und je nach Größe erfolgt deren vertikale Schichtung. Dagegen sind die Anteile von großen und schweren Phytoplanktongruppen bei großer Turbulenz (wie z. B. pennate Diatomeen) deutlich höher. Eine schwache Entwicklung von großen Phytoplanktonformen während der Experimente im Dagowsee spricht für geringe Turbulenzen in den Enclosures.

Da in dieser Studie die größeren Phytoplanktonformen ($>30\ \mu\text{m}$) in geringen Konzentrationen auftraten, hatten die Veränderungen in der Fraktion $<30\ \mu\text{m}$ die größte Bedeutung für die gesamte Biomasse des Phytoplanktons. Deshalb war der Zusammenhang zwischen den mittleren saisonalen *Daphnia*-Biomassen und den epilimnischen Chla-Konzentrationen $<30\ \mu\text{m}$ sowie der gesamten Fraktion signifikant negativ. Die Zusammenstellung der Chla- und *Daphnia*-Werte während der Experimente (Abb. 3-13A) zeigte dagegen eine relativ hohe Variabilität der Chla-Konzentration gegenüber der *Daphnia*-Biomasse. Die Chla-Werte blieben auf einem niedrigen Niveau von $3\ \text{mg m}^{-3}$ erst dann, wenn die *Daphnia*-Biomassen Werte über $80\ \text{mgC m}^{-3}$ erreichten. Dies betraf auch die Einzelwerte aus den +F Varianten, die unmittel-

bar nach dem Fischbesatz noch hohe *Daphnia*-Biomassen hatten. In diesen Einzelfällen blieben die Chla-Konzentrationen ebenfalls unter 3 mg m^{-3} . Wenn die Daphnien geringere Biomassen aufwiesen, war der Zusammenhang nicht mehr nachweisbar, weil die Chla-Konzentrationen sehr stark variierten. Ein ähnlicher Trend wurde im Feldberger Haussee beobachtet (KASPRZAK et al. 2003). Allerdings lag der Grenzwert der *Daphnia*-Biomasse bei ca. 200 mgC m^{-3} . Ab diesem Wert blieben die Phytoplanktonkonzentrationen unter 1 gC m^{-3} , was nach SOMMER (1994) einer Chla-Konzentration von 20 mg m^{-3} entsprach. Über diesem Grenzwert variierten die Phytoplanktonkonzentrationen von nahe 0 bis $2,75 \text{ gC m}^{-3}$ ($\approx 55 \text{ mg m}^{-3}$ Chla). Diese Ergebnisse weisen darauf hin, dass die Phytoplanktonentwicklung ab einem Schwellenwert des herbivoren Zooplanktons stark unterdrückt wird. Vermutlich hängt der Grenzwert von der Filtrationsleistung des Zooplanktons ab. In der vorliegenden Studie entsprach der ermittelte Grenzwert der *Daphnia*-Biomasse einer potenziellen Filtrationsrate der Daphnien von ca. $300 \text{ ml L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ (Abb. 3-13B). Angenommen, dass die *in situ* ermittelten Wachstumsraten des Phytoplanktons im Durchschnitt Werte von $0,3\text{-}0,6 \text{ d}^{-1}$ erreichten (REYNOLDS 1994 nach LEHMAN & SANDGREN 1985) würde theoretisch das Filtrationspotenzial der Daphnien von ca. $300 \text{ ml L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ($=0,3 \text{ d}^{-1}$) ausreichen, um die Entwicklung der Chla-Konzentration auf einem konstant niedrigen Niveau zu erhalten. Dagegen ermöglichte ein Filtrationspotenzial unter diesem Wert eine Erhöhung der Chla-Konzentration bis auf einen Wert von 40 mg m^{-3} . In Verbindung mit den spezifischen physikalischen Bedingungen, die in den Enclosures auftraten, blieben deshalb die Chla-Konzentrationen in den +N Varianten, trotz der hohen Nährstoffverfügbarkeit, auf einem verhältnismäßig niedrigen Niveau. Für diese Erklärung spricht auch die taxonomische Zusammensetzung des Phytoplanktons, die sich in Seen in Abhängigkeit von der Nährstoffverfügbarkeit entwickelt (SCHINDLER et al. 1978, VANNI & LAYNE 1997, COTTINGHAM et al. 1998, WATSON & MCCAULEY 1988, AUER et al. 2004). Eine Erhöhung der Nährstoffe resultiert oft in der verstärkten Entwicklung der Chlorophyten und Cryptomonaden (COTTINGHAM et al. 1998). Dagegen nimmt der relative Anteil der Chrysophyten ab (AUER et al. 2004). Die Analyse der taxonomischen Phytoplanktonzusammensetzung der Enclosures zeigte jedoch, dass bedeutende Unterschiede durch die Manipulation der Nahrungsnetzstruktur und nicht durch Nährstoffzugaben verursacht waren. In der +F/+N Variante hatten zwar Chlorophyceen und Dinophyceen hohe Anteile an der Phytoplanktonzusammensetzung, was mit einem hohen Nährstoffgehalt zu verbinden war. Jedoch in der -F/+N Variante dominierten Chrysophyceen, die generell in Gewässern mit geringerer Trophie in hohen Zahlen zu finden sind (AUER et al. 2004). Außerdem wies die Dominanz von meist beweglichen Formen in dieser Gruppe darauf hin, dass die hydrodynamischen Bedingungen der Enclosures verändert waren. Geringere Turbulenzen trugen also mit dazu bei, dass sich die Phytoplanktongemeinschaft in Richtung kleiner beweglichen Taxa entwickelte.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass die Entwicklung des Phytoplanktons einerseits von der herbivoren Zooplanktongemeinschaft stark unterdrückt wurde. Andererseits trugen die spezifischen physikalischen Bedingungen in den Enclosures dazu bei, dass trotz hoher

Nährstoffverfügbarkeit die Phytoplanktonbiomassen auf einem relativ niedrigen Niveau blieben. Große, nicht-fressbare Formen traten kaum auf. Oft entwickelten sich an ihrer Stelle bewegliche Formen, die den geringen Turbulenzen besser angepasst waren. Folglich war anzunehmen, dass die Sedimentation des Phytoplanktons stärker von seiner Menge als von der Größe der Individuen beeinflusst wird.

4.2 Kohlenstoffmetabolismus im Hypolimnion und Sediment: Indirekte Effekte der Nahrungsnetzstruktur

4.2.1 Sedimentation von Kohlenstoff

Die mittleren saisonalen Sedimentationsraten des gesamten Materials (TM-SR) und organischen Kohlenstoffs (POC-SR) zeigten keine systematischen Unterschiede zwischen den Varianten (Abb. 3-17, Abb. 3-20). Allerdings wurden die mittleren TM-SR positiv von den mittleren Chla-Werten sowie negativ von den mittleren logarithmierten *Daphnia*-Biomassen beeinflusst (Abb. 3-18). Auch die mittleren POC-SR korrelierten positiv mit den Chla-Werten, aber die negative Wirkung von Daphnien war variabler (Abb. 3-21). Beim vertikalen Transport des partikulären Materials spielte also die Struktur des pelagischen Nahrungsnetzes, hauptsächlich die Phytoplankton-Konzentration, die wesentlichste Rolle.

Da in den Jahren 2006 und 2007 die Unterschiede in den mittleren Chla-Konzentrationen zwischen den Varianten sehr gering waren, war auch zu erwarten, dass sich die Sedimentationsraten dementsprechend wenig unterscheiden würden. Die Unterschiede in den Mengen organischer Substanz im Epilimnion, die durch die manipulierte Nahrungskette erzielt wurden, waren offensichtlich zu gering, um deutliche Effekte in der Sedimentation des biogenen Materials zwischen den Varianten zu erreichen. Dafür gewannen die Enclosure-internen Steuermechanismen an Bedeutung, die zu qualitativen Veränderungen des sedimentierten Materials führten. In den nährstoffreichen Varianten wurden durchschnittlich höhere spezifische Gehalte des organischen Kohlenstoffs ($\text{POC}_{\text{SedMat}}$) festgestellt.

Ein enger positiver Zusammenhang zwischen der Menge des sedimentierten Materials und der Biomasse des Phytoplanktons wurde in mehreren Studien gefunden (BLOESCH et al. 1977, BIRCH et al. 1980, MOLONGOSKI & KLUG 1980a, NEUBAUER 1997, TARTARI & BIASCI 1997, SARNELLE 1999). Dabei spielte außer der Menge auch die Größe der Phytoplanktonformen eine wichtige Rolle, weil ihre Sinkgeschwindigkeit nach Stokesscher Gleichung im Quadrat mit ihrem Durchmesser steigt. POISTER & DEGUELLE (2005) haben festgestellt, dass Phytoplankton-Zellen $>20\mu\text{m}$ signifikant schneller sedimentierten, während kleinere Formen sich länger in der Wassersäule aufhielten. Dementsprechend waren bei der Dominanz von großen Phytoplanktonformen auch höhere Sedimentationsraten zu verzeichnen. Da die Ver-

änderungen sowohl der Menge als auch der Größenhäufigkeitsverteilung des Phytoplanktons oft im engen Bezug zur Manipulation der Nahrungskettenstruktur stehen, werden dabei auch die Veränderungen in der Sedimentation des Materials beobachtet. Die Wirkung des Crustaceenplanktons führt vor allem zur Minimierung von kleinen Phytoplanktonformen ($<30\mu\text{m}$), was 1) die Minimierung der gesamten Phytoplanktonbiomasse oder/und 2) eine verstärkte Entwicklung von großen Phytoplanktonformen zur Folge hat. Im ersten Fall wurden signifikant geringere Sedimentationsraten beobachtet (BLOESCH & BÜRGI 1989, SARNELLE 1999). Im zweiten Fall waren die Sedimentationsraten entsprechend höher, weil die größeren Partikel schneller sedimentierten (MAZUMDER et al. 1990a, REINERTSEN et al. 1990, LAROCQUE et al. 1996, SARNELLE 1999). Da die Chla-Konzentrationen in den Enclosureexperimenten zu 90% in der Fraktion $<30\mu\text{m}$ lagen, konnte die *Daphnia*-Wirkung kaum zur Erhöhung der Sinkgeschwindigkeit durch Verschiebung der Größenverteilung des Phytoplanktons beitragen. Die Wirkung des Crustaceenplanktons, vor allem der Daphnien, bestand also in der Reduzierung der Phytoplanktonbiomasse durch das Grazing. Dieser Prozess spielte für den vertikalen Transport des partikulären Materials, darunter auch des organischen Kohlenstoffs, die entscheidende Rolle. Die Unterschiede in den mittleren Sedimentationsraten vom organischen Kohlenstoff (POC-SR) ließen sich zu fast 50% durch die verschiedenen Chla-Konzentrationen erklären. Zusätzlich hingen die unterschiedlichen POC-SR negativ mit der *Daphnia*-Biomasse in den Enclosures zusammen (Abb. 3-21). Allerdings war der Verlauf bis auf einen Wert aus der -F/+N Variante (2007) linear, der von diesem Muster abwich. Da diese Analyse die saisonalen Mittelwerte beinhaltete, waren die überdurchschnittlich hohen POC-SR bei gleichzeitig hoher *Daphnia*-Biomasse vermutlich durch kurzzeitig auftretende Phytoplanktonentwicklungen während der Saison geprägt. Zu diesem Zeitpunkt war die *Daphnia*-Biomasse relativ gering, weshalb ihre Wirkung im Vergleich zu ihrer durchschnittlichen Leistung entsprechend schwächer war. Eine ähnliche negative Korrelation zwischen der C-Sedimentation und der Biomasse des Crustaceenplanktons fand STEINER (2002) bei Untersuchungen an Seen. Auch ELSER et al. (1995) beobachteten ähnliche Effekte der Nahrungsnetzwerkung in zwei parallel untersuchten Seen. Sie postulierten jedoch, dass die Windexposition der Seen und damit unterschiedliche Turbulenzen eine entscheidende Rolle für die Menge des sedimentierten Materials spielen. Dieses Phänomen spielte in den Enclosureexperimenten keine Rolle, weil die physikalischen Bedingungen in allen Enclosures annähernd gleich waren (geringe turbulente Durchmischung). Weiterhin waren die mittleren POC-SR in den beiden -F Varianten verhältnismäßig hoch im Vergleich zu den +F Varianten (Abb. 3-20). Dies lag vermutlich daran, dass in den +F Varianten überwiegend das Phytoplankton sedimentierte. In den -F Varianten dagegen, in denen hohe Zooplanktonbiomassen vorkamen, sedimentierten auch verstärkt die Zooplanktonreste, die die Nettosedimentation erhöhten. Diese These wird durch ähnliche Ergebnisse, die von SARNELLE (1999) vorgelegt wurden, bestätigt. Er stellte fest, dass bei geringer Zooplanktonbiomasse die Sedimentationsraten hauptsächlich vom Phytoplankton bestimmt wurden. Bei geringer Trophie und damit geringer Phytoplanktonentwicklung dagegen trug hauptsächlich das Zooplankton zur erhöhten C-

Sedimentation bei. Die Erklärung dafür lag an einem höheren relativen Anteil des partikulären Kohlenstoffs, der unter geringen trophischen Bedingungen mit dem Zooplankton sedimentierte. Die Sedimentation von organischem Kohlenstoff war also nicht nur vom Phytoplankton abhängig, sondern wurde auch durch das Zooplankton beeinflusst.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass der vertikale Transport von organischem Kohlenstoff überwiegend von der Menge des Chla abhängig war. Weiterhin wies die Biomasse der Daphnien auch einen negativen Effekt auf die POC-SR auf. In den Enclosures, in den das Crustaceenplankton höhere Biomassen erreichte, waren die POC-SR verhältnismäßig hoch, was auf einen Beitrag der Zooplanktonreste hindeutet. In den Enclosures mit geringeren Crustaceenplanktonbiomassen stammte dagegen der organische Kohlenstoff überwiegend aus dem sedimentierten Phytoplankton.

4.2.2 Methanakkumulation im Hypolimnion

Die Methanbildung ist ein mehrstufiger Prozess, in dem komplexe organische Substanzen zuerst durch fermentative Bakterien zu kurzkettigen Substraten umgewandelt werden. Dann erfolgt der weitere Abbau dieser Verbindungen, in dem terminal Methan entsteht (TOERIEN & HATTINGH. 1969, MAH et al. 1977, CAPONE & KIENE 1988, SANTSCHI et al. 1990). Die Methanbildung findet im Sediment statt und die Menge des Methans im Hypolimnion resultiert primär aus der Gasdiffusion zwischen Sediment und Wasser. In den Sedimenten, in denen sauerstofffreie Bedingungen herrschen, werden alternative Elektronenakzeptoren (NO_3^- , Fe^{3+} , Mn^{2+} , SO_4^{2-}) sukzessiv durch verschiedene Bakteriengruppen genutzt. Nach ihrer vollständigen Reduktion setzt die Methanproduktion ein (ZEHNDER 1978, SANTSCHI et al. 1990). Der Anteil des Kohlenstoffs, der in jede terminale Stufe der anaeroben Abbaukette eingeschlossen wird, ist von der Verfügbarkeit der jeweiligen Elektronenakzeptoren abhängig. Außerdem spielen Umgebungsfaktoren, wie. z.B. die Temperatur, eine wichtige Rolle für die Intensität dieser Prozesse (KELLY & CHYNOWETH 1981, SINKE et al. 1992, den HEYER & KALFF 1998, NÜSSEIN & CONRAD 2000, GLISSMANN et al. 2004, NOZHEVNIKOVA et al. 2007).

Im Dagowsee wurde die höchste Aktivität der methanogenen Mikroorganismen während der thermischen Schichtung an der Oberfläche der Profundalsedimente gefunden (CASPER 1992, 1996). In Seen mit hoher Trophie ist die Sedimentoberfläche aufgrund des kontinuierlichen Zuflusses frischen Substrates sowie der günstigen Bedingungen für methanogene Mikroorganismen oft Ort der intensivsten Methanbildung (MAH et al. 1977, MOLONGOSKI & KLUG 1980b, CAPONE & KIENE 1988, SANTSCHI et al. 1990). Wenn Sauerstoff über dem Sediment vorhanden war, verlagerte sich die Methanproduktion in tiefere Sedimentschichten (CASPER 1992, 1996, den HEYER & KALFF 1998). Frühere Untersuchungen zur Methanbildung im Sediment des eutrophen Dagowsees zeigten, dass diese deutlich stärker ablief als im oligotrophen Stechlinsee (CASPER 1992). Auch die Methanakkumulation im Hypolimnion war

entsprechend höher (BABENZIEN et al. 1991, CASPER 1992). Deshalb eignete sich die Untersuchung der Methanakkumulation im Hypolimnion des Dagowsees sehr gut für die Charakterisierung der anaeroben Umsatzprozesse im Sediment.

In der vorliegenden Studie wurde eine positive Korrelation der hypolimnischen Methankonzentrationen und der Menge der sedimentierten organischen Substanz in 2006 nachgewiesen. Da die Methanbildung im Dagowsee hauptsächlich an der Sedimentoberfläche stattfand und kaum Konzentrationsgradienten zu tieferen Sedimentschichten bestanden (CASPER 1996), konnte die hypolimnische Methankonzentration nur das Ergebnis des Abbaus frisch sedimentierten Materials sein und nicht der Methandiffusion aus tieferen Schichten des Sedimentes. Ein solcher Zusammenhang wurde auch in anderen Untersuchungen festgestellt, wo die Deposition der frisch sedimentierten organischen Substanz sofort die mikrobielle Methanbildung in Sedimenten initialisierte (KELLY & CHYNOWETH 1981, MOLONGOSKI & KLUG 1980b, SCHULZ & CONRAD 1995, NÜSSLEIN & CONRAD 2000). Weiterhin wurden im Enclosureexperiment unterschiedliche Methangehalte bei gleicher Verfügbarkeit des organischen Kohlenstoffs in den jeweiligen Varianten festgestellt (Abb. 3-32). Diese Diskrepanzen waren jedoch weder auf die Wirkung der Nahrungsnetzstruktur noch auf die Nährstoffe zurückzuführen. Die steilsten Methananstiege wurden sowohl in der -F/-N als auch in der +F/+N Variante gleichzeitig festgestellt. Allerdings deuten die signifikanten Differenzen zwischen der +F/-N und -F/-N Variante in 2006 darauf hin, dass bei hohen Biomassen des herbivoren Zooplanktons die Methanakkumulation schneller erfolgte. Es war also anzunehmen, dass in der -F/-N Variante mehr Methan aus der sedimentierten Substanz als in der +F/-N Variante entstand.

Diese Annahme wird durch die Ergebnisse der potenziellen Methanbildung des sedimentierten Materials von 2006 aus den Laborversuchen unterstützt (Abb. 3-36). Sie zeigten, dass das sedimentierte Material aus der -F/-N Variante im Durchschnitt ein höheres Methanbildungspotenzial pro Kohlenstoffeinheit (MBP) aufwies, als das Material aus der +F/-N Variante. Gleiche Tendenzen im MBP wurde auch zwischen der -F/+N und +F/+N Variante gefunden. Das widerspricht jedoch den Befunden aus dem Freiland, wo die Methanakkumulation in der +F/+N Variante höher war als in der -F/+N Variante. Entscheidend für die hohe Methankonzentration in der +F/+N Variante war vermutlich die ungewöhnlich hohe Sedimentationsrate am Anfang des Experimentes, welche die Methankonzentration sofort auf einem hohen Niveau stabilisierte. Danach war der Anstieg der Methankonzentration wesentlich geringer und vergleichbar mit dem in der -F/+N Variante.

Im Jahr 2007 verlief die Methanakkumulation in allen Varianten deutlich anders als im Jahr 2006. Sie zeigte vor allem wesentlich höhere Schwankungen während der Saison. Diese Schwankungen waren mit dem Vordringen von Sauerstoff in das Hypolimnion zeitlich gekoppelt. Für den Sauerstoffeintrag in tiefere Schichten waren hauptsächlich zwei Faktoren verantwortlich: die Lage der Thermokline und die Sichttiefe in den Enclosures. Im Jahr 2007 lag die Thermokline tiefer als im Jahr 2006 (Abb. 3-1), so dass die Durchmischung und damit der Sauerstoffeintrag tiefere Schichten erreichte als im Jahr 2006. Außerdem waren die Sicht-

tiefen in allen Enclosures ausreichend, um photosynthetische Sauerstoffproduktion auch in tieferen Schichten der Enclosures zu ermöglichen.

Es ist bekannt, dass die Anwesenheit des Sauerstoffs - eines Elektronenakzeptors - in den oberen Schichten des Hypolimnions die Oxidation des bereits vorhandenen Methans bedingt. Zusätzlich kann die Methanbildung aufgrund der Verwertung der organischen Substanz durch konkurrierende Mikroorganismengruppen gehemmt werden (ZEHNDER 1978, BOSSARD & GÄCHTER 1981, SANTSCHI et al. 1990). Da die Mechanismen der Sauerstoffanreicherung im Hypolimnion im Rahmen dieser Studie nicht untersucht wurden, konnte auch der Einfluss des Sauerstoffs auf die Menge des oxidierten Methans nicht quantifiziert werden. Die erfassten Methangehalte stellen bereits schon das Nettoergebnis von Methandiffusion und Methanoxidation dar. Trotz vorhandenen Sauerstoffs in den oberen Schichten des Hypolimnions, blieb die Sedimentoberfläche sauerstofffrei. Deshalb war die Methanproduktion im Sediment der Enclosures wahrscheinlich nicht beeinflusst. Ähnlich wie in 2006 wurde ein starker Anstieg der Methanakkumulation in der -F/-N Variante beobachtet (Abb. 3-31). Anders als in 2006 hatte die +F/+N Variante geringe und die -F/+N steile Anstiege der Methankonzentration. Diese Ergebnisse deuten wieder darauf hin, dass das sedimentierte Material aus der vom Zooplankton dominierten Gemeinschaft potenziell effektiver umgesetzt wurde. Die Laboruntersuchungen des Methanbildungspotenzials im sedimentierten Material bestätigten diese Annahme jedoch nur zum Teil. Das Material aus der -F/+N Variante wies im Vergleich zum Material aus der +F/+N Variante durchschnittlich etwas höhere potenzielle Methanbildungsraten auf (Tab. 3-11). Zwischen den -F/-N und +F/-N wurde jedoch ein umgekehrtes Ergebnis gefunden. Dabei variierten die Einzelergebnisse stark in jeder Variante, so dass die Unterschiede der Durchschnittswerte zwischen den Varianten nicht signifikant waren.

Ein Vergleich der Ergebnisse aus den Jahren 2006 und 2007 zeigt, dass die Methanakkumulation im Hypolimnion zunächst sehr stark durch den Sauerstoff geprägt war. Erst nach dessen Verbrauch, konnten direkte Einflüsse der organischen Substanz erkannt werden. Die hohen Sauerstoffkonzentrationen, die in 2007 im Hypolimnion aller Varianten beobachtet wurden, waren ungewöhnlich für die bis jetzt untersuchten Verhältnisse im Dagowsee. Während der Sommerstagnation erreichte die untere Grenze der Oxykline im Dagowsee meistens Tiefen von etwa 5,5-6,5 m (P. Casper, pers. Mitt.). Die 1 bis 2 m breite Wasserschicht über dem Sediment blieb sauerstofffrei (BABENZIEN et al. 1991, CASPER 1992, CHAN et al. 2005). Allerdings befand sich der Dagowsee in den 90er Jahren des vorigen Jahrhunderts im Vergleich zur Zeit der Enclosureexperimente in einem höheren trophischen Zustand. Die Chla-Konzentrationen betrugen im Durchschnitt 34 mg m^{-3} und die Sichttiefen wurden mit 1,4 m bestimmt (CASPER 1992). Im Vergleich dazu waren die Chla-Werte ca. 7-12-fach geringer und die Sichttiefen ca. 2,5-3,5-fach höher während des Enclosureexperimentes im Jahr 2007. Im Vergleich zum See. Sie entsprachen also nicht mehr den hocheutrophen Bedingungen, die seinerzeit im Dagowsee festgestellt wurden. Dementsprechend waren die Sedimentation und die Mineralisation des organischen Materials in den Enclosures geringer. Weiterhin konnte während der Sommerstagnation aufgrund hoher Sichttiefen und photosynthetischer Belüftung

Sauerstoff auch in tiefere Zonen des Sees nachgeliefert werden. Diese Ereignisse traten in allen untersuchten Varianten auf und hatten die Veränderungen der Methankonzentrationen durch Oxidation im hypolimnischen Wasser zur Folge. Deshalb waren die hypolimnischen Methangehalte der Enclosures deutlich geringer im Vergleich zum Methangehalt im Dagowsee in den 90er Jahren (BABENZIEN et al. 1991). Dies stimmt mit Untersuchungen von Methangehalten in anderen Seen überein und bestätigt die Bedeutung des trophischen Zustands für die Methanakkumulation im Wasser. In oligotrophen Seen sind die Methankonzentrationen im Wasser nahezu nicht vorhanden und steigen mit der Trophie an (CASPER 1992). Allerdings treten auch in den hoch eutrophen Gewässern Schwankungen der Methankonzentrationen auf. Sie sind durch die Anreicherung der oberen Hypolimnionschicht mit dem Sauerstoff verbunden und haben nur eine geringe Bedeutung für die Methankonzentrationen im Hypolimnion (MOLONGOSKI & KLUG 1980b).

4.2.3 Mikrobieller Abbau des sedimentierten Materials

Partikuläre organische Substanz, die in tiefere Schichten des Sees sedimentiert, ist eine bedeutsame Komponente für den mikrobiellen Abbau im Hypolimnion und an der Sedimentoberfläche. Die sedimentierte Substanz aus den Enclosures der Jahre 2006 und 2007 wurde deswegen auf ihre Eignung für den aeroben und anaeroben Abbau untersucht. Vergleichbare Experimente sind in der Literatur bisher nicht bekannt. Standardisierte Laborbedingungen ermöglichten einen direkten Vergleich der Ergebnisse.

Sowohl das aerobe als auch das anaerobe Abbaupotenzial hingen positiv mit dem Gehalt des sedimentierten Materials an organischem Kohlenstoff zusammen. In 2006 waren bei jeweils gleicher Nährstoffbehandlung beide Größen in den -F Varianten durchschnittlich höher als in den +F Varianten (Tab. 3-10, Tab. 3-11). Dieses Ergebnis wies darauf hin, dass das sedimentierte Material aus den vom Zooplankton dominierten Varianten im Durchschnitt schneller abgebaut wurde als das Material aus den Varianten mit Fischen. Allerdings streuten diese Werte innerhalb jeder Variante so stark, dass die Unterschiede nicht signifikant waren.

Die Methanbildung, die beim terminalen Abbau des Materials stattfindet, ist das Ergebnis von mehreren Einzelprozessen, die entweder vor oder parallel zur Methanogenese ablaufen (SCHINK 1989). Deswegen kann die Methanogenese noch Monate nach dem Eintreffen des Substrats am Ort der mikrobiellen Aktivität stattfinden (SCHULZ & CONRAD 1995). Umgesetzt werden zuerst die labilsten Fraktionen der organischen Substanz, wie z. B. Kohlenhydrate (HARVEY et al. 1995, HANAMACHI et al. 2008). Die Umsatzraten sind während der ersten 5-15 Tage am höchsten und werden mit dem Zeitabstand immer geringer (HANSEN & BLACKBURN 1991, HARVEY et al. 1995, HANAMACHI et al. 2008). Deshalb stellen die in vorliegender Studie präsentierten Werte des Methanbildungspotenzials hauptsächlich die Ergebnisse des Abbaus von schnell umsetzbaren und leicht verfügbaren Verbindungen dar.

Aus der Literatur geht hervor, dass die Menge des organischen Kohlenstoffs sowie die chemische Zusammensetzung des Substrates die wichtigsten Faktoren sind, die den mikrobiellen aeroben Abbau bestimmen (HARGRAVE 1972, MAH et al. 1977, TEZUKA 1989). Bei direkter Untersuchung der aeroben Abbauprozesse in Seen haben CORNETT & RIGLER (1980, 1987) festgestellt, dass die Intensität des Sestonabbaus im Hypolimnion im Wesentlichen durch die Biomasse des Phytoplanktons erklärt wurde. Die Ergebnisse von Laboruntersuchungen von SCHULZ & CONRAD (1995) bestätigten auch, dass die Intensität der Methanbildung und die Menge der organischen Substanz positiv miteinander korrelierten. In diesen Untersuchungen stand also die Qualität des mikrobiellen Abbaus im Vordergrund. Die Befunde stimmen mit den Ergebnissen der in dieser Studie präsentierten Laborversuche überein. Die Menge des verbrauchten Sauerstoffs während des aeroben Abbaus des sedimentierten Materials wurde durch den organischen Kohlenstoffgehalt signifikant beeinflusst. Weiterhin hingen die Werte des Methanbildungspotenzials (MBP) aus dem sedimentierten Material positiv mit der Menge des organischen Kohlenstoffs zusammen (Abb. 3-35). Da die Sedimentation des organischen Kohlenstoffs in den Enclosureexperimenten mit den Konzentrationen des Chla und des Zooplanktons korrelierte, hatten auch diese beiden Größen in allen Varianten eine Auswirkung auf die Intensität des Sauerstoffverbrauchs während der mikrobiellen Abbauprozesse. Allerdings wurden keine bedeutsamen Unterschiede in der Intensität des Sauerstoffverbrauchs sowie der Methanbildungsraten zwischen den Varianten festgestellt. Dieses Ergebnis widerspricht den Befunden von SCHALLENBERG & BURNS (1999) und von MAZUMDER et al. (1990a). SCHALLENBERG & BURNS (1999) haben einen positiven Effekt des Zooplanktons auf den Sauerstoffhaushalt im Hypolimnion festgestellt. Ursache war ein intensiver Verbrauch des autochthonen organischen Materials durch das Zooplankton, wodurch nur geringere Mengen für den heterotrophen, mikrobiellen Abbau zur Verfügung standen. In dieser Studie war die Menge des sedimentierten Materials von entscheidender Bedeutung für den Sauerstoffhaushalt im Hypolimnion. MAZUMDER et al. (1990a) fanden einen deutlich höheren Sauerstoffverbrauch im Hypolimnion bei Dominanz planktivorer Fische. Im Gegensatz dazu führte die Dominanz herbivoren Zooplanktons zu einem geringeren Sauerstoffverbrauch. Dieser Effekt wurde jedoch nicht durch eine weniger effektive Mineralisation des sedimentierten Materials erklärt sondern durch schnellere Sedimentation des Phytoplanktons und die damit verbundene geringere Verfügbarkeit des Materials für die aeroben Mikroorganismen. Aufgrund dessen waren mikrobieller Abbau und Sauerstoffverbrauch im Hypolimnion entsprechend geringer. Der den Sauerstoffhaushalt regulierende Mechanismus war also nicht in der verschiedenen potentiellen Abbaubarkeit des Substrats zu suchen, sondern in den physikalischen Eigenschaften der sedimentierten Partikel. In den Enclosureexperimenten im Dagowsee traten keine bedeutsamen Unterschiede in der Größenhäufigkeitsverteilung des Phytoplanktons auf. Deswegen konnten veränderte Sedimentationsgeschwindigkeiten keinen signifikanten Einfluss auf die Abbauintensität des sedimentierten Materials haben. Somit spielte dieses Phänomen keine entscheidende Rolle für den Sauerstoffhaushalt der Enclosures sowie für die Unterschiede in der Abbaubarkeit der sedimentierten Substanz.

Einige Ergebnisse weisen jedoch darauf hin, dass die taxonomische Zusammensetzung des Phytoplanktons für die Intensität des Abbaus von Bedeutung ist (HANSEN et al. 1996, HANAMACHI et al. 2008). Die Dinoflagellaten in Fäkalpellets von Copepoden werden schneller zer setzt als z. B. Diatomeen (HANSEN et al. 1996). Dieses Ergebnis unterstützt die Annahme, dass die Fäkalpellets des Zooplanktons eine bessere Substratquelle für die Mikroorganismen darstellen als das Phytoplankton. Darauf weisen auch die durchschnittlich höheren BSB₁₀-Werte des sedimentierten Materials aus den -F Varianten in 2006 hin. Insgesamt jedoch waren die Unterschiede in der taxonomischen Zusammensetzung des Phytoplanktons, die durch die Manipulation der Nahrungsnetzstruktur verursacht wurden, verhältnismäßig schwach. Deshalb waren vermutlich keine deutlichen Effekte im Abbau des Materials nachweisbar. Diese Schlussfolgerung unterstützt die Ergebnisse der Enclosureexperimente, wonach die beobachteten Effekte des Zooplanktons primär wahrscheinlich mit dem Einfluss auf die Quantität des sedimentierten Materials zusammenhingen. Die Unterschiede in der qualitativen Zusammensetzung des Materials waren in den Enclosureexperimenten vermutlich zu schwach, um große Effekte im Abbaupotenzial des Materials zu verursachen und daher von untergeordneten Bedeutung.

4.3 Phosphormetabolismus im Hypolimnion und Sediment: Indirekte Effekte der Nahrungsnetzstruktur und der Nährstoffe

4.3.1 Sedimentation von Phosphor

Da die Sedimentation des Phytoplanktons den Nährstoffaustrag aus dem Epilimnion bewirkt (BÜRGI et al. 1979, BLOESCH & BÜRGI 1989, LYCHE et al. 1996, KOOP et al. 1997), tragen hohe Sedimentationsraten zu P-Verlusten im Epilimnion und dadurch zu geringerer Phytoplanktonentwicklung bei. Allerdings weisen die Versuche von BÜRGI et al. (1979) und von KOOP et al. 1997 darauf hin, dass bei Dominanz von herbivorem Zooplankton ein verstärkter vertikaler P-Transport erfolgte. In den Enclosureexperimenten im Dagowsee waren die TP-SR sowie die P-Gehalte im sedimentierten Material sehr variabel. Trotzdem wurde eine positive Korrelation zwischen den mittleren TP-SR und Chla-Werten festgestellt. Der Kurvenverlauf war jedoch nur bis zu dem Chla-Wert von 10 mg m^{-3} linear. Bei höheren Chla-Werten, die in den beiden +F Varianten auftraten, wurden keine höheren TP-SR festgestellt. Dies weist darauf hin, dass die verhältnismäßig hohen TP-SR-Werte in den -F Varianten durch beides Chlorophyll a und das herbivore Zooplankton verursacht waren. Besonders deutlich war das in der -F/+N Variante, in der trotz geringer Chla-Werte die TP-SR-Werte deutlich höher als in anderen Varianten waren. Außerdem zeigte sie einen systematischen Unterschied der spezifische P-Gehalt (TP_{SedMat}), der in der -F/+N Variante signifikant höher als in allen anderen Varianten war. Er wies darauf hin, dass in der Zooplankton-dominierten Gemein-

schaft das sedimentierte Material P-reicher war. Dagegen sprachen jedoch die TP_{SedMat} -Werte aus der -F/-N Variante, die von den Werten aus den beiden +F Varianten nicht signifikant abwichen. Weiterhin zeigte die Analyse der P-Bindungsformen im sedimentierten Material, dass ein hoher Anteil des sedimentierten Phosphors nicht biogenen Ursprungs war, sondern labil adsorbiert und chemisch an Metalle (Fe, Mn) gebunden wurde. Der vertikale P-Transport wurde also stark durch weitere Faktoren bestimmt, die nicht durch die Nahrungsnetzstruktur erklärt werden können.

Die Rolle des Crustaceenplanktons beim P-Austrag aus dem Epilimnion ist immer noch umstritten. Da Daphnien einen hohen Phosphorbedarf haben, ist dieses Element zunächst in ihren Körpern gespeichert und befindet sich nach ihrem Absterben im sedimentierten Material. Dass ein signifikanter Anteil des Phosphors mit den sedimentierenden Exuvien und toten Individuen von Daphnien aus dem Epilimnion ausgetragen wird, wurde auch in einem Enclosureexperiment in der Saldenbachtalsperre nachgewiesen (AWASSI et al. 2007). Dafür sprechen die Anstiege der P-Sedimentation, die unmittelbar nach dem Zusammenbruch der Daphnien-Maxima in den Enclosures kurzzeitig auftraten (vgl. Abb. 3-5 und Abb. 3-24). Ähnliche Phänomene wurden während und kurz nach den Klarwasserstadien in vielen *Daphnia*-reichen Seen beobachtet, aber es wurden keine einfachen Korrelationen zwischen der P-Sedimentation und der *Daphnia*- oder Zooplanktonbiomasse festgestellt (KOOP et al. 1997, STEINER 2002). Generell traten diese Effekte viel deutlicher in kleinskaligen Experimenten mit vereinfachten Nahrungsnetzen auf (ÜHLINGER & BLOESCH 1987, BLOESCH & BÜRGI 1989, URABE 1995, AWASSI et al. 2007) und wurden oft mit dem Anstieg des Untersuchungsmaßstabes komplexer und durch einzelne Faktoren nicht mehr erklärbar (ELSER et al. 1995, 1998, 2000, NEUBAUER 1997, SARNELLE 1999, STEINER 2002, DARCHAMBEAU et al. 2005). In einigen Seen wurden diese Effekte erst nach einer Langzeitanalyse erkannt (ELSER et al. 1995, 2000).

Das würde bedeuten, dass die P-Mengen diesen Ursprungs nur kurzzeitig innerhalb einer Saison zu signifikanten Veränderungen in der P-Sedimentation beitrugen und an anderen Terminen wahrscheinlich zu gering waren, um bedeutsame Veränderungen in der P-Sedimentation zu verursachen. Dies gilt insbesondere für Hartwasserseen wie den Dagowsee, in dem die P-Sedimentation nicht nur mit dem biogenen Material erfolgt, sondern auch andere P-Verbindungen eine Rolle spielen. Die Analyse der P-Bindungsformen des sedimentierenden Materials aus den Enclosureexperimenten in 2007 zeigte, dass der Gehalt des anorganischen, labil adsorbierten (NH_4Cl -SRP Fraktion) und an Metalle gebundenen (BD-TP Fraktion) Phosphor von großer Bedeutung war und einen signifikanten Anteil des gesamten Phosphorpools bildete.

Phosphor ist im sedimentierenden Material nicht nur biogenen Ursprungs, was auch durch andere Untersuchungen bestätigt wurde (HUPFER et al. 1995, PETTERSSON 1998, 2001). Bis jetzt wurden jedoch die P-Bindungsformen bei den Untersuchungen zur P-Sedimentation in Systemen mit manipuliertem Nahrungsnetz vernachlässigt. Dabei betrug der Anteil des im

Wasser enthaltenen organischen Phosphors etwa 50% (PETTERSSON 1998). Weiterhin nahm er auf dem Weg zu den Sedimenten ab, während der Anteil des labil adsorbierten und der an Metalle gebundene Phosphor zunahm. Auch GOEDKOOP & PETTERSSON (2000) fanden ähnliche Phänomene, die im Laufe der Sommerstagnation im Sediment des Sees Erken auftraten. Die kontinuierliche Zunahme der Gehalte des Fe- und Al-Phosphors sowie ihre positive Korrelation zu der labil adsorbierten P-Bindungsform wurde durch den bakteriellen Abbau der sedimentierten Substanz erklärt. Zusätzlich wurden die Aufnahme des gelösten Phosphors durch das Seston und sedimentiertes Material mehrmals nachgewiesen (GÄCHTER & BLOESCH 1985, GARCÍA-RUIZ et al. 1999, 2001, DE VICENTE et al. 2008). Besonders intensiv wurde die P-Anreicherung der sedimentierenden Partikel mit zunehmendem Sedimentationsweg beobachtet. Eine Erklärung dafür ist die Aufnahme des Phosphors aus dem umgebenden Wasser durch die Mikroorganismen, die organische Verbindungen des sedimentierenden Materials abgebaut haben (GARCÍA-RUIZ et al. 1999). Da die Anteile des organisch gebundenen Phosphors im sedimentierten Material der Enclosures im Dagowsee deutlich unter 50% lagen, waren die hohen Anteile des labil adsorbierten und Fe-gebundenen Phosphors vermutlich mit dem bakteriellen Abbau verbunden, der während der Sedimentation stattfand.

Die Konzentrationen dieser beiden Anteile waren allerdings deutlich höher in den +N Varianten im Vergleich zu den -N Varianten als vom Abbau der organischen Fraktion zu erwarten war (Abb. 3-28). Da sie durch ihren größten Anteil den stärksten Einfluss auf den TP_{SedMat} und dieser mit der SRP_{Epi} - und TP_{Epi} -Konzentrationen positiv korrelierte (Tab. 3-14), stammte vermutlich ein Anteil dieser Formen aus der P-Adsorption direkt aus dem Wasser durch die sedimentierenden Partikel.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass die TP-SR nur bedingt durch die Chla-Konzentration positiv gesteuert war. In den -F Varianten trug auch Crustaceenplankton zu einer erhöhten P-Sedimentation bei. Auf dem Weg zu den Sedimenten fand ein bakterieller Abbau des sedimentierenden Materials statt, infolgedessen die beiden Phosphorbindungsformen: NH_4Cl -SRP und BD-TP dominierten. Die Anteile des leicht adsorbierten Phosphors (NH_4Cl -SRP) waren in den nährstoffreichen Enclosures deutlich höher. Dies war vermutlich sowohl durch ein höheres SRP-Angebot im Wasser als auch höhere mikrobielle Aktivität, die zur Transformation des organisch gebundenen Phosphors in die leicht verfügbare P-Bindungsform führte, bedingt. Die mikrobiellen Umsatzprozesse spielten also schon im Hypolimnion eine wichtige Rolle für die TP-SR und die qualitative Zusammensetzung des sedimentierten Phosphors. Entscheidend waren die Nährstoffkonzentrationen im Wasser und nicht die manipulierte Nahrungsnetzstruktur.

4.3.2 Phosphorgehalte und -Bindungsformen im Sediment

In den Enclosureexperimenten war der TP-Gehalt in der oberen 1cm-Schicht des Sediments (TP_{Sed}) der -F/+N Variante signifikant höher als in den anderen Varianten (Abb. 3-38). Die TP_{Sed} der Varianten zeigten jedoch ein ähnliches Muster wie die mittleren TP-Gehalte im sedimentierten Material (TP_{SedMat}): 1) TP_{Sed} und TP_{SedMat} waren innerhalb eines Beobachtungsjahres immer in der -F/+N Variante am höchsten, 2) die niedrigsten TP_{Sed} und TP_{SedMat} wurden in der +F/-N Variante in den Jahren 2005 und 2006 sowie in der -F/-N Variante im Jahr 2007 festgestellt. Dafür korrelierten diese beiden Größen positiv miteinander (Abb. 3-40). Eine Ursache für unterschiedliche TP_{SedMat} -Werte zwischen den Beobachtungsjahren sowie zwischen den +N und -N Varianten waren unterschiedlich hohe SRP- und TP-Konzentrationen im Epilimnion (entsprechend SRP_{Epi} und TP_{Epi}). In den -N Varianten blieben die TP_{Epi} -Werte zwischen den Beobachtungsjahren verhältnismäßig gleich und die mittleren TP_{SedMat} - sowie die TP_{Sed} -Werte unterschieden sich kaum zwischen den Beobachtungsjahren. Durch Zugabe von Nährstoffen waren die TP_{Epi} -Werte der +N Varianten viel variabler. Im Jahr 2005 lagen sie deutlich höher als 2007. Dementsprechend waren auch die TP_{SedMat} - sowie die TP_{Sed} -Werte in diesen Varianten in 2005 am höchsten und in 2007 am niedrigsten. Die mittleren TP_{Epi} korrelierten positiv mit den TP_{SedMat} -Werten und TP_{Sed} -Werten (Tab. 3-14). Das bedeutet, dass primär der TP-Gehalt im sedimentierten Material sowie im Sediment der Varianten mit der TP-Konzentration im Epilimnion variierte.

Die TP_{Sed} -Werte waren stark positiv mit zwei P-Bindungsformen der Sedimente korreliert: den redoxsensitiven (BD-TP) und den calcitgebunden (HCl-TP) (Tab. 3-14). Da die Anteile des HCl-TP in den Sedimenten aller Varianten verhältnismäßig gering waren, folgten die Unterschiede in den TP_{Sed} -Werten zwischen den Varianten hauptsächlich den Veränderungen der BD-TP-Fraktion. Dagegen wurden weder zwischen den organischen (NaOH-NRP) noch den labilen (NH_4Cl -TP) P-Bindungsformen und dem TP_{Sed} eine Korrelationen gefunden.

Die Veränderungen der prozentualen Anteile von P-Bindungsformen zwischen dem sedimentierenden Material und dem Sediment deuten darauf hin, dass die NH_4Cl -TP und die BD-TP wiederum in die mikrobielle Biomasse transformiert wurden, was sich in der Zunahme in der NaOH-NRP Fraktion widerspiegelte (Abb. 3-42). Besonders deutlich waren die Veränderungen in den +N Varianten. Weiterhin stiegen auch die Anteile der an Metallhydroxide (NaOH-SRP) und an Calcit (HCl-TP) gebundenen P-Bindungsformen in allen Varianten an.

In einigen geschichteten Seen wurde eine Anreicherung des sedimentierenden Materials durch die BD-P Fraktion schon während der Sedimentation im Hypolimnion beobachtet (HUPFER et al. 1995, GARCÍA-RUIZ et al. 2001, PETTERSSON 2001). Die Veränderungen in dieser Fraktion hingen z. B. im Sempacher See mit dem Gehalt des gelösten Eisens (BD-Fe) sowie mit den Eisen oxidierenden Bakterien (*Metallogenium* sp.) zusammen (HUPFER et al. 1995). Sie formten an ihrer Oberfläche Eisenhydroxide, die Phosphor adsorbieren, ohne es in die Biomasse einzubinden (GÄCHTER & MARES 1985, HUPFER et al. 1995). Die Ergebnisse der P-Fraktionierung der Sedimente aus den Enclosureexperimenten zeigten auch, dass die BD-P-

Bindungsformen in den Jahren 2005 und 2006 in den +N Varianten deutlich höher waren. Die Unterschiede in den epilimnischen TP-Konzentrationen zwischen den +N und -N Varianten lagen in diesen Jahren bei ca. $300\text{--}600\text{ mgP m}^{-3}$. Im Jahr 2007, in dem die Unterschiede in den TP-Konzentrationen zwischen diesen Varianten bei etwa 150 mgP m^{-3} lagen, war die P-BD-Bindungsform zwar höher im sedimentierten Material, aber nicht mehr im Sediment. Die P-Verfügbarkeit im Epilimnion spielte also für die P-Adsorption an die Metallhydroxide und schließlich für den vertikalen P-Transport zu den Sedimenten eine wichtige Rolle. Dabei trugen nur große Veränderungen der TP-Konzentrationen im Epilimnion zu sichtbaren Auswirkungen auf die P-BD-Bindungsform bei. Die Effekte des manipulierten Nahrungsnetzes spielten dabei keine signifikante Rolle. Dieses Ergebnis stimmt mit den Befunden von HOUSER et al. (2000) überein. Sie stellen fest, dass der vertikale P-Transport signifikant mit der P-Anreicherung im Epilimnion und nicht mit dem manipulierten Nahrungsnetz zusammenhing. BLOESCH & BÜRGI (1989) haben dagegen herausgefunden, dass der P-Verlust aus dem Epilimnion hauptsächlich mit der Phytoplanktonbiomasse sowie mit der Biomasse des herbivoren Zooplanktons zusammenhing, generell aber bei *Daphnia*-Dominanz höher war. Das würde bedeuten, dass in den -F Varianten höhere Anteile des organisch gebundenen Phosphors (NaOH-NRP Fraktion) im Vergleich zu den +F Varianten zu erwarten gewesen wären. Jedoch wurden weder im sedimentierten Material noch in den Sedimenten signifikante Unterschiede in dieser P-Bindungsform festgestellt, welche die Wirkung der Nahrungsnetzstruktur bestätigen konnten. Dies lag vermutlich daran, dass zum einen bei der P-Bindung und P-Sedimentation andere Prozesse, wie P-Bindung an Eisen- und Calciumverbindungen, stark beteiligt waren. Zum anderen unterlagen diese Verbindungen schon während der Sedimentation starken Transformationen. Darauf deuten die Unterschiede in prozentualen Anteilen der P-Bindungsformen zwischen dem sedimentierten Material und der Sedimente aus dem Jahr 2007 hin (Abb. 3-42). In den Sedimenten nahmen die Anteile der NH_4Cl -SRP und der BD-TP Fraktion in allen Varianten stark ab, während die NaOH-NRP Fraktion stark zunahm. Die NH_4Cl -SRP Fraktion ist für Mikroorganismen leicht verfügbar und konnte dadurch schnell in ihre Biomasse eingebaut werden. Die Abnahme der BD-TP Fraktion wurde vermutlich durch das niedrige Redoxpotenzial bedingt. Zum Teil wurde sie auch durch Mikroorganismen in die organische Fraktion umgesetzt. Hohe Anteile der BD-TP Bindungsformen sind vor allem in Sedimenten mit hohen pH- und Redox-Werten zu finden (BOSTRÖM 1984, BOSTRÖM et al. 1985). Oft geschieht es in oligotrophen Gewässern, in denen der Zufluss der autochthonen organischen Fraktionen und ihre Mineralisierung gering sind (GONSIORCZYK et al. 1998). Die relativen Verluste in der BD-TP-Fraktion sind also größtenteils von der Intensität der biologischen Stoffumsatzprozesse und des Redoxpotenzials abhängig. Die höchsten Verluste der NH_4Cl -SRP und der BD-TP Fraktionen treten außerdem oft in Seen während der thermischen Schichtung auf und tragen zu P-Rücklösung aus den Sedimenten bei (BOSTRÖM 1984). PETERSSON (2001) beschrieb ähnliche Unterschiede bei den labilen P-Bindungsformen zwischen dem sedimentierten Material und der Sedimentoberfläche im See Erken, was mit der P-Aufnahme durch die Mikroorganismen in Verbindung stand. Die Abnahmen der NH_4Cl -TP

Fraktion und die gleichzeitig auftretenden Zunahmen der NaOH-NRP Fraktion wurden nach der Zugabe von frischer organischer Substanz zu Sedimenten beobachtet (TÖRNBLOM & RYDIN 1995). Die Ursache war auch eine gekoppelte Freisetzung des Phosphors durch Mineralisation der organischen Substanz und seine Aufnahme zum Aufbau der Bakterienbiomasse im Sediment. Da in den +N Varianten mehr von schnell verfügbarem Phosphor zur Verfügung stand, wurde auch relativ mehr in die bakterielle Biomasse an der Sedimentoberfläche umgewandelt.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass die TP-Gehalte in den Sedimenten der getesteten Varianten eng mit den TP-Konzentrationen im Epilimnion sowie mit den TP-Gehalten im sedimentierenden Material korrelierten. Phosphor wurde überwiegend an Eisen- und Manganverbindungen (BD-TP Fraktion) und an andere Partikeln des sedimentierenden Materials adsorbiert (NH₄Cl-SRP Fraktion) und zu den Sedimenten transportiert. Die Bedeutung dieser Transportprozesse nahm vor allem mit der steigenden TP-Konzentration im Epilimnion zu. An der Sedimentoberfläche fand eine intensive Umsetzung dieser beiden Formen überwiegend in die organische Biomasse der Mikroorganismen statt. Die prozentualen Veränderungen der P-Bindungsformen waren in den nährstoffreichen Varianten am stärksten. Die Nährstoffkonzentration im Epilimnion war also ein bedeutsames Kriterium für die Intensität der P-Umsatzprozesse und der Entwicklung der P-Bindungsformen in den Sedimenten der getesteten Varianten.

4.4 Untersuchung komplexer Prozesse in den Enclosures

Enclosures sind etablierte wissenschaftliche Geräte zur Untersuchung von Prozessen und Steuermechanismen in Seen (GOLDMAN 1962, JONES & SIMON 1980, STEPHENSON et al. 1984, MAZUMDER et al. 1990a, b, LAROCQUE et al. 1996, RAMCHARAN et al. 1996, SARNELLE 1997, VANNI & LAYNE 1997, VANNI et al. 1997). Ein großer Vorteil der Enclosures gegenüber den Seen besteht darin, dass die seeninternen Prozesse in einem definierten Wasservolumen verfolgt werden können, ohne das gesamte Ökosystem zu beeinflussen. Dabei sind der Realitätsgrad und zugleich die Steuerung von definierten Faktoren relativ hoch. Kleine Enclosures (einige m³), in denen nur ein definierter Teilbereich des Seeökosystems vorhanden ist, gewährleisten eine bessere Regulierbarkeit der Experimente und einen Ansatz sowohl unter Labor- als auch unter Freilandbedingungen (ATTAYDE & HANSSON 2001). Im Vordergrund steht dabei die Untersuchung von bestimmten Steuermechanismen zwischen den herausgestellten biotischen und/oder abiotischen Bestandteilen des Ökosystems. Der Ansatz von großen Enclosures, die das Pelagial und Profundal mit ihren natürlich eingestellten Biozönosen umfassen, wird oft für komplexe Fragestellungen genutzt (JONES & SIMON 1980, MAZUMDER et al. 1990a, b, LAROCQUE et al. 1996, RAMCHARAN et al. 1996, VANNI & LAYNE 1997, VAN-

NI et al. 1997, SCHINDLER 1998). Mit der Zunahme von Enclosuregröße kann die Naturnähe zu einem See erhöht werden (SARNELLE 1997), aber es steigt auch die Anzahl von Zufallsfaktoren, die nicht steuerbar sind (LAMPERT & SOMMER 1993, SCHINDLER 1998). Dies erschwert die statistische Absicherung vorhandener Effekte und senkt damit die Aussagekraft der Ergebnisse. Studien in kleinen Enclosures, in denen spezielle modifizierende Randbedingungen besser reguliert oder ausgeschlossen werden können, besitzen deshalb eine höhere Allgemeingültigkeit und zudem ist eine bessere Standardisierbarkeit der Ergebnisse gewährleistet. Der Nachteil besteht darin, dass komplexe seeinterne Prozesse, in die mehrere trophische und räumliche Ebenen involviert sind, lassen sich nicht oder schwer in kleindimensionierten Becken untersuchen lassen. Naturnahe Untersuchungen mit Fischpopulationen sind nur in großen Enclosures durchzuführen. Jedoch sogar in großen Enclosures sind die Bedingungen nicht identisch denen im See (LUND 1972, BLOESCH et al. 1988). Durch die Isolierung eines bestimmten Wasservolumens sind die Hydrodynamik und der Stoff- sowie Organismenaustausch in den Enclosures betroffen und es treten Randeffekte auf.

Während der Enclosureexperimente im Dagowsee in den Jahren 2006 und 2007 wurden unerwartet geringe Chla-Konzentrationen in den nährstoffreichen Varianten beobachtet. Trotz hoher Verfügbarkeit von Nährstoffen war die Entwicklung des Phytoplanktons geringer als erwartet für die hypertrophen Bedingungen. Da die Nährstoffe die Primärproduktion nicht limitierten, waren vermutlich geringere turbulente Bedingungen in den Enclosures als im See dafür verantwortlich. Dafür sprechen auch die Ergebnisse aus dem Jahr 2005, in dem die Enclosures unmittelbar vor dem Experimentbeginn belüftet wurden. In diesem Jahr waren die Chla-Werte in den nährstoffreichen Varianten deutlich höher als in den folgenden Jahren, ohne Belüftung. Da das Experiment im Jahr 2005 deutlich kürzer als in den folgenden Jahren war, spielte dabei auch der Zeitfaktor eine Rolle. Die veränderten hydrodynamischen Bedingungen hatten wiederum eine erhebliche Bedeutung für die Sedimentations- und Stoffumsatzprozesse in tieferen Schichten des Wassers vor allem im Hinblick auf die untersuchten Effekte der Nährstoffe und des Nahrungsnetzes. Aus anderen Studien geht hervor, dass die Biomasseentwicklung (LUND 1972, TAKAHASHI et al. 1975) und/oder die Primärproduktion (BENDER & JORDAN 1970) des Phytoplanktons geringer in den Enclosures als im See waren. Dabei wurden mehrere Faktoren genannt, die dazu beitrugen: BENDER & JORDAN (1970) vermuteten, dass die veränderten Turbulenzen und/oder Wachstum von Periphyton an den Innenwänden der Enclosures dafür verantwortlich sind. Laut VERDUIN (1969) und BLOESCH et al. (1988) kann die Reduktion von turbulenten Bedingungen in Enclosures bis zu 10% im Vergleich zum See betragen, was für diffuse Stoffflüsse sowie die Zusammensetzung der planktischen Organismen von großer Bedeutung ist. Mit dem Beispiel der Primärproduktions-effizienz demonstrierte VERDUIN (1969), dass kleine Enclosures keine natürlichen Bedingungen der Seen widerspiegeln, sondern mit den Messungen aus den Flaschen (Microcosmen) vergleichbar sind. Als Hauptursachen wurde eine deutliche Reduzierung von Eddy-Diffusion in den Enclosures im Vergleich zum See genannt. Dagegen sprechen Ergebnisse eines experimentellen Vergleiches der saisonalen Entwicklung von planktischen Organismen in Enclosures (Durchmesser

2,5 m; Tiefe 15 m) und im Umgebungswasser, die von TAKAHASHI et al. (1975) durchgeführt wurden. In diesem Experiment erfolgte zwar in den Enclosures eine Verschiebung der Planktongrößen in Richtung kleinerer Taxa, fand diese Veränderung jedoch auch im Umgebungswasser statt und hing mit der saisonalen Dynamik der Organismen zusammen. Problematisch war jedoch immer der größere Unterschied in der Biomasse des Planktons zwischen den beiden Systemen, der mit dem zeitlichen Ablauf des Experimentes stattfand. In diesem Fall war die qualitative Entwicklung der planktischen Organismengemeinschaft im Enclosure und See vergleichbar trotz des kleinen Durchmessers des Enclosures, aber der Zeitfaktor in der quantitativen Divergenz der planktischen Biomasse eine Rolle spielte. LUND (1972) beobachtete dagegen schon am Anfang des Experimentes bedeutsame quantitative Unterschiede im Phytoplankton zwischen Enclosure und See, die wahrscheinlich durch die Veränderung von Nährstoffflüssen und ihrer beschränkten Verfügbarkeit im Enclosure durch Isolierung des Wasservolumens verursacht waren.

Die aufgeführten Beispiele zeigen, dass die Reaktion der pelagischen Planktongemeinschaft auf eine Isolierung durch eine Mehrzahl von Faktoren modifiziert werden kann, die sich während der Experimente schwer oder nicht kontrollieren lassen. Da während der Experimente im Dagowsee die hydrodynamischen Bedingungen in allen Enclosures modifiziert wurden, lassen sich die untersuchten Effekte der Nährstoffe und der Nahrungsnetzstruktur direkt untereinander vergleichen, aber die absoluten Werte der Experimente im Dagowsee lassen sich nicht auf das gesamte Ökosystem See extrapolieren.

Eine Alternative zu den Enclosureexperimenten bieten Untersuchungen in kleinen Gewässern an, die eine Minimierung oben genannter Nebeneffekte gewährleisten. Die experimentelle Untersuchung komplexer Wechselwirkungen sowie deren Steuermechanismen wurde bereits in mehreren Seen (CARPENTER et al. 1987, MAZUMDER et al. 1990a, b, BENNDORF 1995, RAMCHARAN et al. 1995, SCHINDLER 1998) oder in einem geteilten Gewässer (KASPRZAK 1993) parallel untersucht oder die Effekte wurden in einem Kleingewässer vor und nach der Behandlung studiert (BENNDORF et al. 1984, KÖHLER et al. 1989, KOOP et al. 1997). In Kleingewässern lassen sich die Randeffekte der Enclosureexperimente, wie die Veränderung von Turbulenzen oder die Heterogenität der Primärproduktion durch Periphytonentwicklung an den Enclosurewänden, eliminieren. Aufgrunddessen sind diese experimentellen Systeme besser für die Untersuchung von komplexen Prozessen mit trophischen Nahrungsnetzen und Stoffflüssen als die Enclosures geeignet. Besonders vorteilhaft ist dies bei Langzeitexperimenten, wenn langfristige Effekte in Seen verfolgt werden. Da diese Systeme natürliche Bedingungen repräsentieren, sind auch die Effekte von höherer allgemeiner Aussagekraft als aus den Enclosures auch wenn andere nicht kontrollierbare Faktoren auftreten. Problematisch ist in diesem Fall die Reproduzierbarkeit der Ergebnisse, da die untersuchten Gewässer nicht identisch und von hoher Komplexität sind.

5 Zusammenfassung und Schlussfolgerungen

Externe Einträge von Nährstoffen, vor allem von Phosphor, fördern die Phytoplanktonentwicklung und sind damit die primäre Ursache für die Verschlechterung der Gewässergüte in Seen. Die pelagische Nahrungsnetzstruktur kann dabei sowohl positiv als auch negativ auf die Gewässergüte einwirken. Deshalb lässt sich der Gewässerzustand durch eine gezielte Steuerung der Räuber-Beute-Verhältnisse verändern.

In der vorliegenden Arbeit wurden die Auswirkungen von Nährstoffen, vor allem von Phosphor, sowie der Einfluss einer manipulierten Nahrungsnetzstruktur auf die pelagische Phyto- und Zooplanktongemeinschaft in der trophogenen Zone eines thermisch geschichteten Sees untersucht. Weiterhin wurden qualitative und quantitative Effekte dieser beiden Faktoren (Nährstoffe, Nahrungsnetzstruktur) auf die Sedimentation und den mikrobiellen Umsatz von Nährstoffen verfolgt. Dabei wurden die Einflussgrößen und die Zusammenhänge zwischen den beobachteten Kriterien erfasst. Schließlich wurde die Bedeutung der Nahrungsnetzskade “planktivore Fische – herbivores Crustaceenplankton – Phytoplankton“ für die Festlegung bzw. -Rücklösung des Phosphors im bzw. aus dem Sediment geprüft.

Diese Untersuchung erfolgte durch Großenclosureexperimente im meso-eutrophen Dagowsee während drei thermischer Schichtungsperioden (2005, 2006, 2007). Es wurden immer vier Varianten innerhalb jeder Schichtungsperiode getestet:

- (A) ohne planktivore Fische und ohne Zugabe von Nährstoffen (-F/-N)
- (B) ohne planktivore Fische und mit Zugabe von Nährstoffen (-F/+N)
- (C) mit planktivoren Fischen und ohne Zugabe von Nährstoffen (+F/-N)
- (D) mit planktivoren Fischen und mit Zugabe von Nährstoffen (+F/+N).

Die Experimente in großen Enclosures ermöglichten eine umfangreiche Untersuchung von Prozessen und Steuermechanismen gleichzeitig in vier verschiedenen Systemen. Daraus wurden direkte und indirekte Effekte der Nährstoffe sowie der Nahrungsnetzmanipulation abgeleitet, die auch in einem Seeökosystem von Bedeutung sein können. Das Einschließen des Wasservolumens in einem Enclosure ermöglichte zwar eine weitgehende Kontrolle der Strukturen und Prozesse, aber veränderte die sonst in einem See vorkommenden hydrodynamischen Bedingungen stark.

Die Untersuchungen führten zu folgenden Ergebnissen und Schlussfolgerungen:

- 1) **Crustaceenplankton:** Signifikante Effekte von planktivoren Fischen (-F vs. +F Varianten) wurden in saisonalen Veränderungen der Artzusammensetzung und -biomasse des Crustaceenplanktons festgestellt. Im Durchschnitt waren die Zooplanktonbiomassen 1,5- (2005), 1,7- (2006) und 1,7-2,5- (2007) fach höher in den -F als in den +F Varianten. Dabei waren die Biomassen von Daphnien und Calanoiden in den -F Varianten in allen Beobachtungsjahren signifikant höher als in den +F Varianten. In den Jahren 2006 und 2007 erreichten die kleinen Cladoceren (Gattungen: *Bosmina*, *Diaphanosoma*, *Ceriodaphnia*) in den -F Varianten signifikant höhere Biomassen als in den +F Varianten. Bei den cyclopoiden Copepoden waren die Verhältnisse umgekehrt. Signifikante Effekte der Nährstoffe (-N vs. +N Varianten) auf die saisonalen Veränderungen der Artenzusammensetzung und -biomasse des Crustaceenplanktons wurden nicht festgestellt.
- 2) **Chlorophyll a und Phytoplankton:** Die Konzentrationen des gesamten Chlorophyll a (Chla) waren in den +F Varianten generell höher als in den -F Varianten. Die größten Unterschiede wurden 2005 festgestellt, als die Chla-Werte im Durchschnitt um 2,5 bis 5,9-fach höher in den +F als in den -F Varianten waren. Im Jahr 2006 lagen diese Werte nur bei 1,1 bis 2,1. Positive Effekte der Nährstoffe wurden lediglich 2005 zwischen den +N Varianten und -N Varianten sowie 2006 zwischen der +F/+N Variante und der +F/-N Variante beobachtet.

Die Fraktion des Chla $<30\ \mu\text{m}$ erreichte durchschnittlich 74% bis 95% des gesamten Chla. Es wurden also keine bedeutsamen Veränderungen der Größenhäufigkeitsverteilung des Phytoplanktons gefunden. So wurden in der Chla-Fraktion $<30\ \mu\text{m}$ die gleichen Unterschiede zwischen den Varianten festgestellt wie bei der gesamten Chla-Konzentrationen.

Die taxonomische Analyse der Phytoplanktonzusammensetzung im Jahr 2006 zeigte signifikante Unterschiede zwischen den +F und -F Varianten gleicher Nährstoffkonzentrationen. Die prozentualen Anteile der Chrysophyceen waren in den +F/+N Varianten signifikant höher als in den -F/+N Varianten. Bei den Dinophyceen und Chlorophyceen wurden umgekehrte Verhältnisse festgestellt. Die prozentualen Anteile der Bacillariophyceen und Dinophyceen waren in der +F/-N Variante signifikant höher als in der -F/-N Variante.

- 3) Im saisonalen Verlauf wurde in allen Varianten ein negativer Einfluss der mittleren Crustaceenplanktonbiomasse auf die mittlere gesamte Chla-Konzentration sowie die Fraktion $<30\ \mu\text{m}$ festgestellt. Dabei leisteten die Daphnien und Calanoiden einen signifikanten Beitrag bei der Verminderung der Chla-Konzentrationen.

- 4) Die **Sichttiefen** nahmen mit steigenden Chla-Konzentrationen und sinkenden *Daphnia*-Biomassen ab. Bei vergleichbarer Nährstoffkonzentration hatten die -F Varianten im Durchschnitt höhere Sichttiefen als die +F Varianten. Dabei lagen die Unterschiede von 1,4 bis 2,1 m und von 0,4 bis 4,5 m entsprechend in den nährstoffreichen und nährstoffarmen Varianten.
- 5) Die mittleren **Sedimentationsraten** des gesamten partikulären Materials, des organischen Kohlenstoffs sowie des Phosphors wiesen generell geringe oder keine systematischen Unterschiede zwischen den Varianten auf. Allerdings wurden die mittleren saisonalen Sedimentationsraten des Materials direkt von den mittleren Chla-Konzentrationen sowie von den mittleren *Daphnia*-Biomassen beeinflusst.

Die **Sedimentationsraten des organischen Kohlenstoffs und Phosphors** korrelierten in allen Varianten und Beobachtungsjahren sehr stark miteinander. Die mittleren Werte beider Größen waren in den Jahren 2006 und 2007 in der -F/+N Variante am höchsten, unterschieden sich jedoch nicht signifikant von denen in anderen Varianten. Deutliche Unterschiede in beiden Größen zwischen den Varianten wurden nur 2005 festgestellt. Aber auch hier wurden im saisonalen Verlauf keine signifikanten Unterschiede gefunden. Die mittleren saisonalen Sedimentationsraten des organischen Kohlenstoffs wurden vor allem durch die mittleren Chla-Konzentrationen positiv sowie die Biomasse des Crustaceenplanktons negativ beeinflusst. Die durchschnittlichen **spezifischen Gehalte des organischen Kohlenstoffs im sedimentierten Material** ($\text{POC}_{\text{SedMat}}$) waren um 7 bis 57% höher in den +N Varianten als in den -N Varianten unabhängig von der Nahrungsnetzmanipulation.

Die mittleren **Phosphorsedimentationsraten** bildeten einen positiven jedoch nicht signifikanten Zusammenhang mit den mittleren Chla-Konzentrationen.

Die **spezifischen P-Gehalte im sedimentierten Material** ($\text{TP}_{\text{SedMat}}$) der beiden +N Varianten waren durchschnittlich um 5 bis 68% höher als in den beiden -N Varianten. Die Analyse der P-Bindungsformen im Jahr 2007 zeigte, dass in den beiden +N Varianten deutlich mehr (7-8%) labil gebundener und löslicher Phosphor (NH_4Cl -SRP) als in den beiden -N Varianten vorhanden war. Dafür hatten die -N Varianten um 6,5 bis 8,5% höheren organisch gebundenen Phosphor (NaOH-NRP) als die +N Varianten bei gleicher Nahrungsnetzstruktur.

- 6) Die mittleren **Methananreicherungsraten im Hypolimnion** zeigten keine systematischen Unterschiede, weder zwischen den Varianten noch zwischen den Beobachtungsjahren. Allerdings war die Entwicklung dieser Größe durch künstliche Belüftung im Jahr 2005 sowie durch Perioden mit natürlich auftretenden Sauerstoffanreicherungen des Hypolimnions aller Varianten im Jahr 2007 beeinflusst. Nur 2006 war die Methananreicherung im Hypolimnion von der Sauerstoffanreicherung weitgehend unbe-

einflusst. In diesem Beobachtungsjahr korrelierten die Methan-Werte in allen Varianten stark positiv mit den kumulativen Sedimentationen des organischen Kohlenstoffs. Dabei war die Methananreicherung pro sedimentierte Kohlenstoffeinheit in der -F/-N Variante signifikant höher als in der -F/+N und +F/-N Variante.

- 7) Das **aerobe Abbaupotenzial des sedimentierten Materials** (BSB₁₀) korrelierte positiv mit dem spezifischen Gehalt an organischem Kohlenstoff. Zwischen den Varianten wurden keine signifikanten Unterschiede festgestellt. Bei jeweils vergleichbaren Nährstoffkonzentrationen hatten jedoch die -F Varianten 2006 im Durchschnitt um 31-43% höhere BSB₁₀-Werte als die +F Varianten. Weiterhin korrelierte das P-Freisetzungs-potenzial des sedimentierten Materials in allen Varianten signifikant mit dem aeroben Abbaupotenzial. In den beiden +N Varianten stieg das P-Freisetzungs-potenzial exponentiell mit dem aeroben Abbaupotenzial an. In der -F/-N Variante wurde eine positive lineare Korrelation und in der +F/-N Variante eine negative Korrelation festgestellt.
- 8) Das **anaerobe Abbaupotenzial des sedimentierten Materials**, gemessen als Methanbildungspotenzial (MBP), stieg mit dem spezifischen Gehalt des organischen Kohlenstoffs exponentiell an. Durchschnittlich wurden höhere Methanbildungsraten je Einheit organischen Kohlenstoffs in den -F Varianten gegenüber den +F Varianten gemessen. In 2006 traten besonders hohe MBP-Werte im Juni und Juli auf, als die Zooplanktonbiomasse in den -F Varianten hoch war.
- 9) Die **hypolimnischen SRP-Konzentrationen** waren in allen Beobachtungsjahren in den beiden +N Varianten signifikant höher als in den -N Varianten. Weiterhin wurden starke Effekte der manipulierten Nahrungsnetzstruktur auf die SRP-Konzentrationen beobachtet, die jedoch je nach Nährstoffbelastung unterschiedlich waren. In den nährstoffarmen Varianten waren sie in den Jahren 2005 und 2006 in der -F Variante signifikant höher als in der +F Variante. In den nährstoffreichen Varianten waren die SRP-Konzentrationen dagegen in allen Beobachtungsjahren signifikant niedriger in der -F Variante als in der +F Variante.
- 10) In sämtlichen Beobachtungsjahren wurden in den **Sedimenten** der -F/+N Variante signifikant höhere TP-Gehalte festgestellt als in allen anderen Varianten. Den bedeutendsten Einfluss auf die TP-Gehalte in Sedimenten der Varianten hatten die redoxsensitiven P-Bindungsformen (BD-TP Fraktion). In den +N Varianten waren der Anteil der redoxsensitiven P-Fraktion (BD-TP) in den Jahren 2005 und 2006 sowie der Anteil der organischen P-Fraktion (NaOH-NRP) in 2007 am höchsten. In den nährstoffarmen Varianten (-F/-N und +F/-N) war der Anteil der organischen P-Fraktion (NaOH-NRP) in den Jahren 2005 und 2007 am höchsten. Im Jahr 2006 dagegen ging der

Anteil dieser Fraktion stark zurück und der Anteil der leicht verfügbaren und labil adsorbierten P-Fraktion ($\text{NH}_4\text{Cl-P}$) in den beiden Varianten stieg deutlich an.

- 11) Der Vergleich der P-Bindungsformen im sedimentierten Material und im Sediment im Jahr 2007 zeigte, dass der spezifische TP-Gehalt in allen Varianten im Sediment abgenommen hat. Die labil adsorbierten ($\text{NH}_4\text{Cl-SRP}$) und die an Metalle adsorbierten (BD-TP) P-Bindungsformen nahmen im Sediment ab, während die organische P-Fraktion nahm zu. Die größten Veränderungen wurden in den beiden +N Varianten, unabhängig von der Nahrungsnetzstruktur, beobachtet.

Aufgrund vorliegender Ergebnisse lässt sich feststellen, dass die saisonalen Effekte der manipulierten Nahrungsnetzstruktur im Epilimnion der Enclosures am stärksten waren. Die hypolimnischen Prozesse hingen sowohl von den im Epilimnion erzielten Effekten als auch von den spezifischen Bedingungen ab. Im Hinblick auf die aufgestellten Arbeitshypothesen führen die vorliegenden Ergebnisse zu folgenden Schlussfolgerungen:

- 1.a. Die planktivoren Fische üben einen starken Fraßdruck auf die pelagische Zooplanktongemeinschaft aus, was in seiner geringeren Biomasse und in der Dominanz von kleineren Arten sichtbar wurde. Besonders negativ reagierten große Zooplanktonformen, vor allem der Gattung *Daphnia*. Diese Veränderungen wirken sich direkt auf die Entwicklung des Phytoplanktons aus, dessen Chlorophyll a-Konzentrationen negativ von der *Daphnia*-Biomasse beeinflusst sind. Dabei können Nebeneffekte der eingeschränkten Turbulenzen durch das geschlossene Volumen der Enclosures auftreten, die zusätzlich die Größenhäufigkeitsverteilung des Phytoplanktons hin zur Dominanz von kleinen, beweglichen Formen verschieben. Trotz der ausreichenden Nährstoffverfügbarkeit erfolgt deshalb fast keine Entwicklung von großen durch das Zooplankton nicht fressbaren Phytoplanktonformen in den Enclosures, so dass die Nährstoffe eine untergeordnete Rolle in diesen Enclosureexperimenten spielen.
- 1.b. Die im Epilimnion stattfindenden Prozesse haben ihre Folgen in der Sedimentation des partikulären Materials, besonders vom organischen Kohlenstoff. Die Menge des sedimentierten organischen Kohlenstoffs hängt hauptsächlich von der Menge des Phytoplanktons (gemessen als Chlorophyll a) ab. Aufgrund der Tatsache, dass das Phytoplankton unter Kontrolle des herbivoren Zooplanktons bleibt, ist die Wirkung der Daphnien auf die Sedimentation des organischen Kohlenstoffs negativ. Deswegen sind bei hohen Biomassen des herbivoren Zooplanktons geringere Sedimentationsraten des organischen Materials zu erwarten als in den Systemen, in denen das Zooplankton nur geringe Biomassen erreicht.

- 1.c. Ein (indirekter) Effekt der Nährstoffe ist im spezifischen Gehalt des organischen Kohlenstoffs im sedimentierten Material sichtbar. Er ist generell bei hoher Nährstoffverfügbarkeit höher als bei niedrigen Nährstoffkonzentrationen. Dies trägt dazu bei, dass bei gleicher Manipulation des Nahrungsnetzes die Sedimentationsraten des organischen Kohlenstoffs in den nährstoffreichen Systemen verhältnismäßig hoch sind.
- 2.a. Die sedimentierte Menge des organischen Kohlenstoffs unterliegt den mikrobiellen Abbauprozessen, die die Methanbildung im Sediment und seine Diffusion ins Hypolimnion zur Folge haben. Der Methangehalt im Hypolimnion korreliert stark positiv mit der sedimentierten Menge des organischen Kohlenstoffs und wird primär von der Menge des Substrates beeinflusst. Bei gleich hohen Substratmengen sind höhere Methananstiege von der Zooplankton-dominierten Gemeinschaft zu erwarten. Die Korrelation zwischen dem Methangehalt und dem organischen Kohlenstoff ist jedoch nur unter sauerstofffreien Bedingungen im Hypolimnion nachweisbar. Bei Anwesenheit vom Sauerstoff wird ein Teil des Methans oxidiert, wodurch sich der Methangehalt stark verringert.
- 2.b. Die Laborergebnisse zur potenziellen Abbaubarkeit des sedimentierten Materials weisen darauf hin, dass das aus dem Zooplankton-dominierten Gemeinschaft stammende Substrat durchschnittlich effektiver durch die anaeroben Mikroorganismen zu Methan umgesetzt wird. Allerdings ist dieser Effekt saisonal sehr variabel – deshalb nicht immer signifikant.
3. Die Sedimentation vom Phosphor zeigt eine positive Korrelation, allerdings nur bis zu einer Konzentration von 10 mg m^{-3} , mit der Chlorophyll a-Konzentration. In allen Varianten besteht der sedimentierte Phosphor hauptsächlich aus zwei Fraktionen: der leicht adsorbierten und labilen ($\text{NH}_4\text{Cl-TP}$) und der an Metalle gebundenen (BD-TP) Fraktion. Der organische P-Anteil (NaOH-NRP) liegt bei nur 25% und 18% des TP-Gehaltes entsprechend in den nährstoffarmen und nährstoffreichen Varianten. Diese P-Zusammensetzung weist auf einen mikrobiellen Abbau des sedimentierenden Materials noch auf dem Weg zum Sediment hin, während dessen der Anteil von NaOH-NRP abnimmt und von $\text{NH}_4\text{Cl-TP}$ steigt. Außerdem deuten hohe Anteile der BD-TP Fraktion in allen Varianten auf ein bedeutsames Bindungspotenzial von gelöstem P an beispielsweise Eisen und Mangan beim vertikalen Transport von Phosphor, unabhängig von der Nahrungsnetzstruktur.

Unabhängig von der Variante ist der spezifische TP-Gehalt in den Sedimenten am Ende der Sommerstagnation geringer als im sedimentierten Material. Dies weist auf eine P-Rücklösung aus dem Sediment hin, die großen saisonalen Schwankungen zeigt. Die $\text{NH}_4\text{Cl-TP}$ und BD-TP Fraktionen werden hauptsächlich organisch gebunden. In den nährstoffreichen Varianten treten diese Umsatzen stärker auf als in den nährstoff-

armen Varianten. Dieses Ergebnis weist darauf hin, dass im Sediment die leicht verfügbare sowie redoxsensitive P-Bindungsformen entweder ins Wasser zurückgelöst oder in den mikrobiellen Kreislauf eingeschlossen werden können. Diese Transformation verläuft intensiver in den nährstoffreichen Varianten, was auf größere Mengen der $\text{NH}_4\text{Cl-TP}$ und BD-TP Formen im sedimentierten Material zurückzuführen ist. Eine erhöhte Sedimentation der beiden P-Bindungsformen bewirkt also einen stärkeren Umsatz von Phosphor, der zum Teil gelöst im Wasser und organisch im Sediment zu finden ist. An dieser Stelle ist die Wirkung von manipulierten Nahrungsnetzstrukturen nicht mehr nachweisbar.

6 Danksagung

Ganz besonders möchte ich meinem Betreuer Herrn Dr. Peter Kasprzak (IGB) und meinem Doktorvater Herrn Prof. Jürgen Benndorf (TU Dresden) danken. Durch Vergabe dieses Themas ermöglichten sie mir weiter auf dem Gebiet der Limnologie – einem für mich besonders nahen Bereich – zu gehen. Sie verfolgten meine Forschungsergebnisse stets mit großem Interesse und standen mir jederzeit für inhaltliche Diskussionen zur Verfügung. Herrn Dr. Kasprzak möchte ich ganz besonders für seine Zeit, sein Engagement und die Ermutigung, vor allem in der letzten Phase der Arbeit danken.

Meinen weiteren Betreuern Herrn Prof. Rainer Koschel (IGB) und Herrn Dr. Michael Hupfer (IGB) danke ich für Ratschläge, Anregungen und Kritik während der Forschungszeit und Diskussion der Ergebnisse.

Ein großes Dankeschön geht an Dr. Peter Casper (IGB), der mir die Bearbeitung des Bereiches „Methanbildung, mikrobieller Abbau“ ermöglichte und mich zu jeder Zeit mit Rat und Tat unterstützte.

Ich danke auch Dr. Stefan Hülsmann, Dr. Thomas Petzoldt und Mattias Pitsch von der TU Dresden für die fachliche Diskussion der Ergebnisse. Sie brachten mich immer einen Schritt nach vorn und regten neue Ideen zu diesem Thema an.

Einem wunderbaren „Probenahmeteam“: Roman Degebrodt, Elfi Hut, Michael Sachtleben und Adelheid Scheffler, die immer – Tag und Nacht – auf dem Dagowsee hilfreich zur Seite standen sowie Dr. Thomas Gonsiorczyk für die Hilfe bei den Sedimententnahmen und für die Gespräche, die sich nicht nur auf wissenschaftliche Themen begrenzten – sei gedankt!

Weiterhin geht mein Dank an das wunderbare „Laborteam“: Uta Mallok für die SRP-, TP- und TN-Bestimmung, Johanna Dalchow für die Hilfe bei der Chlorophyll a-Bestimmung, Carola Kasprzak für die Hilfe bei der Methanmessung und Christiane Herzog (Zentrales Chemielabor, IGB) für die Bestimmung der P-Bindungsformen.

Dank an Dr. Michael Schulz und Herrn Rainer Böttcher (Fischerei, Neuglobsow) für eine professionelle Vorbereitung und zügige Durchführung des Fischbesatzes der Enclosures.

Dr. Kirsten Pohlmann gilt ein besonderer Dank, nicht nur für ihre Bemühungen, mich durch das Labyrinth der Statistik zu führen, sondern auch für ihr aufmerksames Auge und ihre Feinfühligkeit gegenüber den kleinen und großen Problemen im Alltag eines Doktoranden.

Ich danke allen anderen Mitarbeitern und Doktoranden des IGBs in Neuglobsow für jegliche Unterstützung in fachlich sowie privat schwierigen Momenten während meines Aufenthaltes am Stechlinsee. Mein ganz besonderer Dank gilt Anke Stüken (Universität Oslo) für ihre Freundschaft und die unglaublich ermutigende Hilfe in den richtigen Momenten. Sigrid, Martin, Maria, Franzi, Grit, Gerlinde, Cathleen, Claudia, Christina, Ivette, Katharina, Katrin, Octavian, Stefan, Christian, Tom, Euch sei gedankt für eure Gesellschaft und aufmunternde Gespräche während und nach der Arbeit!

Sehr viel zu verdanken habe ich meiner Familie, ganz besonders meiner Mutter, die unermüdlich an meiner Seite stand und schlechte Gedanken und Zweifel aus meinem Kopf vertrieb. Meinen Freunden: Marzena, Marta, Radek, Maciek, Andrzej danke ich, dass sie während dieser Zeit und trotz der Entfernung mir immer zur Seite standen – egal wobei!

Der Deutschen Bundesstiftung Umwelt und der FAZIT-Stiftung danke ich ganz besonders für die finanzielle Förderung und eine hervorragende Betreuung. Der DBU möchte ich auch für gemeinsam verbrachte Momente mit anderen ideenvollen Menschen während der Doktorandenseminare danken. Sie erfüllten mich immer mit Energie und neuen Ideen.

7 Literatur

- AHLGREN J., REITZEL K., DANIELSSON R., GOGOLL A. & RYDIN E. 2006. Biogenic phosphorus in oligotrophic mountain lake sediments: Differences in composition measured with NMR spectroscopy. *Wat. Res.* **40**: 3705-3712.
- AMUNDSEN P.-A., SIWERTSSON A., PRIMICERIO R. & BØHN. T. 2009. Long-term responses of zooplankton to invasion by a planktivorous fish in a subarctic watercourse. *Freshw. Biol.* **54**: 24-34.
- ANDERSEN T. & HESSEN D.O. 1991. Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **36**: 807-814.
- ANDERSEN F.Ø. & JENSEN H.S. 1992. Regeneration of inorganic phosphorus and nitrogen from decomposition of seston in a freshwater sediment. *Hydrobiologia* **228**: 71-81.
- ARIN L., MARRASE C., MAAR M., PETERS F., SALA M.M. & ALCARAZ M. 2002. Combined effects of nutrients and small-scale turbulence in a microcosm experiment. I. Dynamics and size distribution of osmotrophic plankton. *Aquat. Microb. Ecol.* **29**: 51-61.
- ATTAYDE J.L. & HANSSON L.A. 2001. Fish-mediated nutrient recycling and the trophic cascade in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **58**: 1924-1931.
- AUER B., ELZER U. & ARNDT H. 2004. Comparison of pelagic food webs in lakes along a trophic gradient and with seasonal aspects: influence of resource and predation. *J. Plankt. Res.* **26**: 697-709.
- AWASSI V., PITSCH M. & HÜLSMANN S. 2007. Der Einfluss der Zooplanktonstruktur auf die Phosphor-sedimentation in einem Enclosureexperiment. DGL Tagung, Münster, Poster.
- BABENZIEN H.-D., CASPER P. & BABENZIEN C. 1991. Bacterial processes in sediments: Comparative studies in the Lake Stechlin area. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **24**: 2613-2617.
- BEKLIOGLU M. & MOSS B. 1996. Mesocosm experiments on the interaction of sediment influence, fish predation and aquatic plants with the structure of phytoplankton and zooplankton communities. *Freshw. Biol.* **36**: 315-325.
- BENDER M.E. & JORDAN R.A. 1970. Plastic enclosure versus open lake productivity measurements. *Trans. Amer. Fish. Soc.* **3**: 607-610.
- BENNDORF J. 1987. Food web manipulation without nutrient control: A useful strategy in lake restoration? *Schweiz. Z. Hydrol.* **49**: 237-248.
- BENNDORF J. 1990. Conditions for effective biomanipulation – conclusions derived from whole-lake experiments in Europe. *Hydrobiologia* **200/201**: 187-203.
- BENNDORF J. 1992. The control of the indirect effects of biomanipulation. [In]: SCUTCLIFFE D.W. & JONES J.G. (ed.): Eutrophication: Research and application to water supply. *Freshw. Biol. Ass.* **1992**: 82-93
- BENNDORF J. 1995. Possibilities and limits for controlling eutrophication by biomanipulation. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **80**: 519-534.
- BENNDORF J., KNESCHKE H., KOSSATZ K. & PENZ E. 1984. Manipulation of the pelagic food web by stocking with predacious fishes. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* **69**: 407-428.

- BENNDORF J., SCHULTZ H., BENNDORF A., UNGER R., PENZ E., KNESCHKE H., KOSSATZ K., DUMKE R., HORNIG U., KRUSPE R. & REICHEL S. 1988. Food-web manipulation by enhancement of piscivorous fish stocks: Long-term effects in the hypertrophic Bautzen reservoir. *Limnologica* **19**: 97-110.
- BENNDORF J., WISSEL B., SELL A.F., HORNIG U., RITTER P. & BÖING W. 2000. Food web manipulation by extreme enhancement of piscivory: an Invertebrate predator compensates for the effects of planktivorous fish on plankton community. *Limnologica* **30**: 235-245.
- BENNDORF J., BÖING W., KOOP J. & NEUBAUER I. 2002. Top-down control of phytoplankton – the role of time scale, lake depth and trophic state. *Freshw. Biol.* **47**: 2282-2295.
- BIRCH P.B., BARNES R.S. & SPYRIDAKIS D.E. 1980. Recent sedimentation and its relationship with primary productivity in four western Washington lakes. *Limnol. Oceanogr.* **25**: 240-247.
- BLOESCH J. & BÜRGI H.-R. 1989. Changes in phytoplankton and zooplankton biomass and composition reflected by sedimentation. *Limnol. Oceanogr.* **34**: 1048-1061.
- BLOESCH J., STADELMANN P. & BÜHRER H. 1977. Primary production, mineralization, and sedimentation in the euphotic zone of two Swiss lakes. *Limnol. Oceanogr.* **22**: 511-526.
- BLOESCH J., BOSSARD P., BÜHRER H., BÜRGI H.R. & UEHLINGER U. 1988. Can results from limnocoral experiments be transferred to in situ conditions? *Hydrobiologia* **159**: 297-308.
- BOERSMA M., VAN TONGEREN O.F.R. & MOOIJ W.M. 1996. Seasonal patterns in the mortality of *Daphnia* species in a shallow lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **53**: 18-28.
- BOSSARD P. & GÄCHTER R. 1981. Methan- und Sauerstoffhaushalt im mesotrophen Lungernsee. *Schweiz. Z. Hydrol.* **43**: 219-252.
- BOSTRÖM B. 1984. Potential mobility of phosphorus in different types of lake sediments. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **69**: 457-474.
- BOSTRÖM B., JANSSON M. & FORSBERG C. 1982. Phosphorus release from lake sediments. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* **18**: 5-59.
- BOSTRÖM B., AHLGREN I. & BELL R. 1985. Internal nutrient loading in a eutrophic lake, reflected in seasonal variations of some sediment parameters. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **22**: 3335-3339.
- BOSTRÖM B., ANDERSEN J. M., FLEISCHER S. & JANSSON M. 1988. Exchange of phosphorus across the sediment-water interface. *Hydrobiologia* **170**: 229-244.
- BOTTRELL H.H., DUNCAN A., GLIWICZ M., GRYGIEREK E., HERZIG A., HILBRICHT-ILKOWSKA A., KURASAWA H., LARSSON P. & WĘGLEŃSKA T. 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Norw. J. Zool.* **24**: 419-456.
- BRETT M.T. & GOLDMAN Ch.R. 1996. A meta-analysis of the freshwater trophic cascade. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **93**: 7723-7726.
- BÜRGI H.-R., BÜHRER H., BLOESCH J. & SZABO E. 1979. Der Einfluss experimentell variiertes Zooplanktondichte auf die Produktion und Sedimentation im hocheutrophen See. *Schweiz. Z. Hydrol.* **41**: 38-63.
- CAPONE D.G. & KIENE R.P. 1988. Comparisons of microbial dynamics in marine and freshwater sediments. Contrasts in anaerobic carbon catabolism. *Limnol. Oceanogr.* **33**: 725-749.
- CARPENTER S.R., KITCHELL J.F., HODGSON J.R., COCHRAN P.A., ELSER J.J., ELSER M.M., LODGE D.M., KRETCHMER D., HE X. & VON ENDE C.N. 1987. Regulation of lake primary productivity by food web structure. *Ecology* **68**: 1863-1876.

- CASPER P. 1992. Methane production in lakes of different trophic state. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* **37**: 149-154.
- CASPER P. 1996. Methane production in littoral and profundal sediments of an oligotrophic and a eutrophic lake. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* **48**: 253-259.
- CASPER P., GONSIORCZYK T. & KOSCHEL R. 2000. Der Einfluss mikrobieller Prozesse auf die P-Freisetzung aus den Sedimenten oligo- bis eutropher Seen im Stechlinsee- und Feldberger Seen-gebiet. *Gewässerökol. Norddeutschl.* **4**: 139-146.
- CHAN O.C., CLAUS P., CASPER P., ULRICH A., LUEDERS T. & CONRAD R. 2005. Vertical distribution of structure and function of the methanogenic archaeal community in Lake Dagow sediment. *Environm. Microbiol.* **7**: 1139-1149.
- CORNETT R.J. & RIGLER F.H. 1980. The areal hypolimnetic oxygen deficit - An empirical-test of the model. *Limnol. Oceanogr.* **25**: 672-679.
- CORNETT R.J. & RIGLER F.H. 1987. Decomposition of seston in the hypolimnion. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **44**: 146-151.
- COTTINGHAM K.L., CARPENTER S.R. & ST. AMAND A.L. 1998. Responses of epilimnetic phytoplankton to experimental nutrient enrichment in three small seepage lakes. *J. Plankt. Res.* **20**: 1889-1914.
- CRYER M., PEIRSON G. & TOWNSEND C.R. 1986. Reciprocal interactions between roach, *Rutilus rutilus*, and zooplankton in a small lake: prey dynamics and fish growth and recruitment. *Limnol. Oceanogr.* **31**: 1022-1038.
- DARCHAMBEAU F., THYS I., LEPORCQ B., HOFFMANN L. & DESCY J.-P. 2005. Influence of zooplankton stoichiometry on nutrient sedimentation in a lake system. *Limnol. Oceanogr.* **50**: 905-913.
- DeMelo R., France. R. & McQueen D.J. 1992. Biomanipulation: Hit or myth? *Limnol. Oceanogr.* **37**: 192-207.
- DILLON P.J. & RIGLER F.H. 1974. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes. *Limnol. Oceanogr.* **19**: 767-773.
- DINI M.L., O'DONNELL J., CARPENTER S.R., ELSEER M.M., ELSEER J.J. & BERGQUIST A.M. 1987. Daphnia size structure, vertical migration, and phosphorus redistribution. *Hydrobiologia* **150**: 185-191.
- DITTRICH M., DITTRICH T., SIEBER I. & KOSCHEL R. 1997. A balance analysis of phosphorus elimination by artificial calcite precipitation in a stratified hardwater lake. *Wat. Res.* **31**: 237-248.
- ELSEER J.J., FOSTER D.K. & HECKY R.E. 1995. Effects of zooplankton on sedimentation in pelagic ecosystems – theory and test in 2 lakes of the Canadian shield. *Biogeochemistry* **30**: 143-170.
- ELSEER J.J., CHRZANOWSKI T.H., STERNER R.W. & MILLS K.H. 1998. Stoichiometric constraints on food-web dynamics: A whole-lake experiment on the Canadian shield. *Ecosystems* **1**: 120-136.
- ELSEER J.J., STERNER R.W., GOLFORD A.E., CHRZANOWSKI T.H., FINDLAY D.L., MILLS K.H., PATERSON M.J., STANTON M.P. & SCHINDLER D.W. 2000. Pelagic C:N:P stoichiometry in a eutrophied lake: Responses to a whole-lake food-web manipulation. *Ecosystems* **3**: 293-307.
- FAHRNER S., RADKE M., KARGER D. & BLODAU C. 2008. Organic matter mineralisation in the hypolimnion of an eutrophic Maar lake. *Aquat. Sci.* **70**: 225-237.
- FALLON R.D. & BROCKS T.D. 1980. Planktonic blue-green algae: Production, sedimentation, and decomposition in Lake Mendota, Wisconsin. *Limnol. Oceanogr.* **25**: 72-88.
- FINDLAY D.L., VANNI M.J., PETERSON M., MILLS K.H., KASIAN S.E.M., FINDLAY W.J. & SALKI A.G. 2005. Dynamics of a boreal lake ecosystem during a long-term manipulation of top predators. *Ecosystems* **8**: 603-618.

- GAO L., ZHOU J.M., YANG H. & CHEN J. 2005. Phosphorus fractions in sediment profiles and their potential contributions to eutrophication in Dianchi Lake. *Environm. Geol.* **48**: 835-844.
- GARCÍA-RUIZ R., LUCENA J. & NIELL F.X. 1999. Do bacteria regenerate phosphorus while decomposing seston? *Mar. Freshwat. Res.* **50**: 459-466.
- GARCÍA-RUIZ R., PARRA G., GUERRERO F. & LUCENA J. 2001. Sedimentation of phosphorus fractions and temporal variation in the C:P ratio in La Concepcion reservoir, southern Spain. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **35**: 711-723.
- GÄCHTER R. & BLOESCH J. 1985. Seasonal and vertical variation in the C:P ratio of suspended and settling seston of lakes. *Hydrobiologia* **128**: 193-200.
- GÄCHTER R. & MARES A. 1985. Does settling seston release soluble reactive phosphorus in the hypolimnion of lakes? *Limnol. Oceanogr.* **30**: 364-371.
- GLISSMANN K., CHIN K.-J., CASPER P. & CONRAD R. 2004. Methanogenic pathway and archeal community structure in the sediment of eutrophic Lake Dagow: Effect of temperature. *Microbiol. Ecol.* **48**: 389-399.
- GOLDMAN C.R. 1962. A method of studying nutrient limiting factors insitu in water columns isolated by polyethylene film. *Limnol. Oceanogr.* **7**: 99-101.
- GOLTERMAN H.L., CLYMO R.S. & OHNSTADT M.A.M. 1978. Methods of physical and chemical analysis of freshwaters. *IBP Handbook 8. Blackwell Sci. Publ.* Oxford, London. 214 S.
- GOEDKOOP W. & PETTERSSON K. 2000. Seasonal changes in sediment phosphorus forms in relation to sedimentation and benthic bacterial biomass in Lake Erken. *Hydrobiologia* **431**: 41-50.
- GOŁDYN R., JONIAK T., KOWALCZEWSKA-MADURA K. & KOZAK A. 2003. Trophic state of a lowland reservoir during 10 years after restoration. *Hydrobiologia* **506**: 759-765.
- GONSIORCZYK T., CASPER P. & KOSCHEL R. 1997. Variations of phosphorus release from sediments in stratified lakes. *Water Air Soil Pollut.* **99**: 427-434.
- GONSIORCZYK T., CASPER P. & KOSCHEL R. 1998. Phosphorus-binding forms in the sediment of an oligotrophic and an eutrophic hardwater lake of the Baltic Lake District (Germany). *Wat. Sci. Technol.* **37**: 51-58.
- GOUTX M., WAKEHAM S.G., LEE C., DUFLOS M., GUIGUE C., LIU Z.F., MORICEAU B., SEMPERE R., TEDETTI M. & XUE J.H. 2007. Composition and degradation of marine particles with different settling velocities in the northwestern Mediterranean Sea. *Limnol. Oceanogr.* **52**: 1645-1664.
- HANAMACHI Y., HAMA T. & YANAI T. 2008. Decomposition process of organic matter derived from freshwater phytoplankton. *Limnology* **9**: 57-69.
- HANEY J.F. & HALL D.J. 1973. Sugar-coated *Daphnia*: a preservation technique for Cladocera. *Limnol. Oceanogr.* **18**: 331-333.
- HANSEN L.S. & BLACKBURN T.H. 1991. Aerobic and anaerobic mineralization of organic material in marine sediment microcosms. *Marine Ecology Progress Series* **75**: 283-291.
- HARGRAVE B.T. 1972. Aerobic decomposition of sediment and detritus as a function of particle surface-area and organic content. *Limnol. Oceanogr.* **17**: 583-596.
- HARVEY H.R., TUTTLE J.H. & BELL J.T. 1995. Kinetics of phytoplankton decay during simulated sedimentation: Changes in biochemical composition and microbial activity under oxic and anoxic conditions. *Geochim. Cosmochim. Acta* **16**: 3367-3377.
- DEN HEYER C. & KALFF J. 1998. Organic matter mineralization rates in sediments: A within- and among-lake study. *Limnol. Oceanogr.* **43**: 695-705.

- HICKS R.E., OWEN Ch.J. & AAS P. 1994. Deposition, resuspension, and decomposition of particulate organic matter in the sediments of Lake Itasca, Minnesota, USA. *Hydrobiologia* **284**: 79-91.
- HOUSER J.N., CARPENTER S.R. & COLE J.J. 2000. Food web structure and nutrient enrichment: effects on sediment phosphorus retention in whole-lake experiments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **57**: 1524-1533.
- HRBÁČEK J., DVOŘÁKOVÁ M., KOŘÍNEK V., PROCHÁZKOVÁ L. 1961. Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton association. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **14**: 192-195.
- HUPFER M. 1995. Bindungsformen und Mobilität des Phosphors in Gewässersedimenten. [In]: Steinberg C., Bernhard H. & Klapper H.: Handbuch der angewandten Limnologie. *Ecomed, Landsberg, Bd.1, IV-3.2*: 1-22.
- HUPFER M., GÄCHTER R. & GIOVANOLI R. 1995. Transformation of phosphorus species in settling seston and during early sediment diagenesis. *Aquat. Sci.* **57**: 305-324.
- HUPFER M., KLEEBERG A. & GONSIORCZYK T. 2002. Prozesse im Sediment und ihre Bedeutung für die Wirksamkeit seeinterner Verfahren. *Wasser & Boden* **54**: 26-31.
- JÄGER Ch.G., DIEHL S. & SCHMIDT G.M. 2008. Influence of water-column depth and mixing on phytoplankton biomass, community composition, and nutrients. *Limnol. Oceanogr.* **53**: 2361-2373.
- JONES J.G. & SIMON B.M. 1980. Decomposition processes in the profundal region of Blelham-Tarn and the Lund tubes. *J. Ecol.* **68**: 493-512.
- JONES J.G., SIMON B.M. & GARDENER S. 1982. Factors affecting methanogenesis and associated anaerobic processes in the sediments of a stratified eutrophic lake. *J. Gen. Microbiol.* **128**: 1-11.
- KAIRESALO T. & SEPPÄLÄ T. 1987. Phosphorus flux through a littoral ecosystem: the importance of cladoceran zooplankton and young fish. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **72**: 385-403.
- KASPRZAK P. 1993. The use of an artificially divided bog lake in food-web studies. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **25**: 652-656.
- KASPRZAK P.H. & LATHROP R.C. 1997. Influence of two *Daphnia* species on summer phytoplankton assemblages from eutrophic lakes. *J. Plankt. Res.* **19**: 1025-1044.
- KASPRZAK P., BENNDORF J., KOSCHEL R. & RECKNAGEL F. 1988. Applicability of the food-web manipulation in the restoration program of a hypertrophic stratified lake; model studies for Lake Haussee. *Limnologica* **19**: 87-95.
- KASPRZAK P., KRIENITZ L. & KOSCHEL R. 1993a. Biomanipulation – a limnological in-lake ecotechnology of eutrophication management. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* **52**: 151-169.
- KASPRZAK P., KRIENITZ L. & KOSCHEL R. 1993b. Changes in the plankton of Lake Feldberger Haussee (Germany, Mecklenburg-Vorpommern) in response to biomanipulation. *Arch. Hydrobiol.* **128**: 149-168.
- KASPRZAK P., KOSCHEL R., KRIENITZ L., GONSIORCZYK T., ANWAND K., LAUDE U., WYSUJACK K., BRACH H. & MEHNER T. 2003. Reduction of nutrient loading, planktivore removal and piscivore stocking as tools in water quality management. The Feldberger Haussee biomanipulation project. *Limnologica* **33**: 190-204.
- KASPRZAK P., BENNDORF J., GONSIORCZYK T., KOSCHEL R., KRIENITZ L., MENER T., HÜLSMANN S., SCHULTZ H. & WAGNER A. 2007. Reduction of nutrient loading and biomanipulation as tools in water quality management: Long-term observations on Bautzen Reservoir and Feldberger Haussee (Germany). *Lake and Reservoir Management* **23**: 410-427.

- KEAST A. 1980. Food and feeding relationships of young fish in the first weeks after beginning of exogenous feeding in Lake Opinicon, Ontario. *Env. Biol. Fish.* **5**: 305-314.
- KELLY C.A. & CHYNOWETH D.P. 1981. The contributions of temperature and of the input of organic matter in controlling rates of sediment methanogenesis. *Limnol. Oceanogr.* **26**: 891-897.
- KLAUSMEIER Ch.A., LITCHMAN E., DAUFRESNE T. & LEVIN S.A. 2004. Optimal nitrogen-to-phosphorus stoichiometry of phytoplankton. *Nature* **429**: 171-174.
- KNISELY K. & GELLER W. 1986. Selective feeding of 4 zooplankton species on natural lake phytoplankton. *Oecologia* **69**: 86-94.
- KNOECHEL R. & HOLTBY L.B. 1986. Construction and validation of a body-length-based model for the prediction of cladoceran community filtering rates. *Limnol. Oceanogr.* **31**: 1-16.
- KOOP J.H.E., RIEST S. & BENNDORF J. 1997. Der Einfluß der Biomanipulation auf die Sedimentation in zwei Steinbruchrestgewässern in Gräfenhain. *DGL, Tagungsbereich 1996 (Schwedt), Krefeld 1997*: 286-290.
- KOROLEFF F. 1976. Determination of phosphorus. [In]: GRASHOFF K. *Methods in seawater analysis*. Verlag Chemie: 125-131.
- KOSCHEL R. 1995. Manipulation of whole-lake ecosystems and long-term limnological observations in the Brandenburg – Mecklenburg Lake District, Germany. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **80**: 507-518.
- KOSCHEL R. 1976. Der Einfluß des Phosphatangebotes auf die Primärproduktion des Phytoplanktons in einem geschichteten Klarwassersee. *Limnologica* **10**: 325-346.
- KÖHLER J., KÖHLER A. & BENNDORF J. 1989. Biomanipulation im Experimentalgewässer Grafenhain: Veränderte direkte und indirekte Effekte nach fünfjähriger Versuchsdauer. *Acta hydrochim. hydrobiol.* **17**: 633-646.
- KURMYAER R. & WANZENBÖCK J. 1996. Top-down effects of underlying fish on a phytoplankton community. *Freshw. Biol.* **36**: 599-609.
- LAMMENS E.H. 1988. Trophic interactions in the hypertrophic Lake Tjeukemeer: Top-down and bottom-up effects in relation to hydrology, predation and bioturbation during the period 1974-1985. *Limnologica* **19**: 81-85.
- LAMPERT, W. & TAYLOR B. E. 1985. Zooplankton grazing in a eutrophic lake: Implications of diel vertical migration. *Ecology* **66**: 68-82.
- LAMPERT, W. & SOMMER U. 1993. *Limnoökologie*. Georg Thieme Verlag, New York, 440 S.
- LAROCQUE I., MAZUMDER A., PROULX M., LEAN D.R.S. & PICK F.R. 1996. Sedimentation of algae – relationships with biomass and size distribution. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **53**: 1133-1142.
- LATHROP R.C., JOHNSON B.M., JOHNSON T.B., VOGELSANG M.T., CARPENTER S.R., HRABIK T.R., KITSCHALL J.F., MAGNUSON J.J., RUDSTAM L.G. & STEWART R.S. 2002. Stocking piscivores to improve fishing and water clarity: a synthesis of the Lake Mendota biomanipulation project. *Freshw. Biol.* **47**: 2410-2424.
- LEHMAN J.T. 1988. Algal biomass unaltered by food-web changes in Lake Michigan. *Nature* **332**: 537-538.
- LEHMAN J.T. & SANDGREN C.D. 1985. Species specific rates of growth and grazing loss among freshwater algae. *Limnol. Oceanogr.* **30**: 34-46.
- LUND J.W.G. 1972. Preliminary observations on the use of large experimental tubes in lakes. *Verh. Int. Verein. Theor. Angew. Limnol.* **18**: 71-77.

- LUECKE C., VANNI M.J., MAGNUSON J.J., KITCHELL J.F. & JACOBSON P.T. 1990. Seasonal regulation of *Daphnia* populations by planktivorous fish: Implications for the spring clear-water phase. *Limnol. Oceanogr.* **35**: 1718-1733.
- LYCHE A., ANDERSEN T., CHRISTOFFERSEN K., HESSEN D.O., HANSEN P.H.B. & KLYSNER A. 1996. Mesocosm tracer studies. 1. Zooplankton as sources and sinks in the pelagic phosphorus cycle of a mesotrophic lake. *Limnol. Oceanogr.* **41**: 460-474.
- MAH R.A., WARD D.M., BARESI L. & GLASS T.L. 1977. Biogenesis of methane. *Ann. Rev. Microbiol.* **31**: 309-341.
- MAZUMDER A., MCQUEEN D.J., TAYLOR W.D. & LEAN D.R.S. 1990a. Pelagic food web interactions and hypolimnetic oxygen depletion. Results from experimental enclosures and lakes. *Aquat. Sci.* **52**: 144-155.
- MAZUMDER A., TAYLOR W.D., MCQUEEN D.J., LEAN D.R.S. & LAFONTAINE N.R. 1990b. A comparison of lakes and lake enclosures with contrasting abundances of planktivorous fish. *J. Plankt. Res.* **12**: 109-124.
- MCQUEEN D.J., POST R.J. & MILLS E.L. 1986. Trophic relations in pelagic freshwater systems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **43**: 1571-1581.
- MCQUEEN D.J. & POST R.J. 1988. Cascading trophic interactions: Uncoupling at the zooplankton – phytoplankton link. *Hydrobiologia* **159**: 277-296.
- MCQUEEN D.J. 1990. Manipulating lake community structure: Where do we go from here? *Freshw. Biol.* **23**: 613-620.
- MEHNER T. & THIEL R. 1999. A review of predation impact by 0+ fish on zooplankton in fresh and brackish waters of the temperate northern hemisphere. *Env. Biol. Fish.* **56**: 169-181.
- MEHNER T., SCHULTZ H., BAUER D., HERBST R., VOIGT H. & BENNDORF J. 1996. Intraguild predation and cannibalism in age-0 perch (*Perca fluviatilis*) and age-0 zander (*Stizostedion lucioperca*): Interactions with zooplankton succession, prey fish availability and temperature. *Ann. Zool. Fennici* **33**: 353-361.
- MEHNER T., KASPRZAK P., WYSUJACK K., LAUDE U. & KOSCHEL R. 2001. Restoration of a stratified lake (Feldberger Haussee, Germany) by a combination of nutrient load reduction and long-term biomanipulation. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **86**: 253-265.
- MEIJER M.L., RAAT A.J.P. & DOEF R.W. 1989. Restoration by biomanipulation of Lake Bleiswijkes Zoom (The Netherlands): First results. *Hydrobiol. Bull.* **23**: 49-57.
- MOLONGOSKI J.J. & KLUG M.J. 1980a. Quantification and characterisation of sedimenting particulate organic matter in a shallow hypereutrophic lake. *Freshw. Biol.* **10**: 497-506.
- MOLONGOSKI J.J. & KLUG M.J. 1980b. Anaerobic metabolism of particulate organic matter in the sediments of a hypereutrophic lake. *Freshw. Biol.* **10**: 507-518.
- NEUBAUER, I. 1997. Charakterisierung der Sedimentationsprozesse in der Talsperre Bautzen unter besonderer Berücksichtigung der Bildung von Transparent Exopolymer Particels (TEP). *Diplomarbeit, TU Dresden, Institut für Hydrobiologie*.
- NOZHEVNIKOVA A.N., NEKRASOVA V., AMMANN A., ZEHNDER A.J.B., WEHRLI B. & HOLLIGER C. 2007. Influence of temperature and high acetate concentrations on methanogenesis in lake sediment slurries. *FEMS Microbiol. Ecol.* **62**: 336-344.
- NÜSSLEIN B. & CONRAD R. 2000. Methane production in eutrophic Lake Plußsee: seasonal change, temperature effect and metabolic processes in the profundal sediment. *Arch. Hydrobiol.* **149**: 597-623.

- OECD. 1968. Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes and flowing waters with particular references to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication. *OECD- Technical Regrest., Paris, DAS/GSI/68* **27**: 1-182.
- OLIN M., RASK M., RUUHIJÄRVI J., KESKITALO J., HORPPILA J., TALLBERG P., TAPONEN T., LEHTOVAARA A. & SAMMALKORPI I. 2006. Effects of biomanipulation on fish and plankton communities in ten eutrophic lakes of southern Finland. *Hydrobiologia* **553**: 67-88.
- PERROW M.R., MEIJER M.-L., DAWIDOWICZ P. & COOPS H. 1997. Biomanipulation in shallow lakes: state of the art. *Hydrobiologia* **342-343**: 355-365.
- PETTERSSON K. 1998. Mechanisms for internal loading of phosphorus in lakes. *Hydrobiologia* **373/374**: 21-25.
- PETTERSSON K. 2001. Phosphorus characteristics of settling and suspended particles in Lake Erken. *The Science of the Total Environment* **266**: 79-86.
- POISTER D. & DEGUELLE C. 2005. The influence of particle size distribution and composition on seasonal sedimentation rates in a temperate lake. *Hydrobiologia* **537**: 35-46.
- POST J.R. & MCQUEEN D.J. 1987. The impact of planktivorous fish on the structure of a phytoplankton community. *Freshw. Biol.* **17**: 79-89.
- PSENNER R., PUCSKO R. & SAGER M. 1984. Die Fraktionierung organischer und anorganischer Phosphorverbindungen von Sedimenten – Versuch einer Definition ökologisch wichtiger Fraktionen. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **70**: 111-155.
- RAMCHARAN., C.W., MCQUEEN D.J., DEMERS E., POPIEL S.A., ROCCHI A.M., YAN N.D., WONG A.H. & HUGHES K.D. 1995. A comparative approach to determining the role of fish predation in structuring limnetic ecosystems. *Arch. Hydrobiol.* **133**: 389-416.
- RAMCHARAN C.W., FRANCE R.L. & MCQUEEN D.J. 1996. Multiple effects of planktivorous fish on algae through a pelagic trophic cascade. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **53**: 2819-2828.
- REINERTSEN H., JENSEN A., KOKSVIK J.I., LANGE LAND A. & OLSEN Y. 1990. Effects of fish removal on the limnetic ecosystem of a eutrophic lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **47**: 166-173.
- REITZEL K., AHLGREN J., GOGOLL A., JENSEN H.S. & RYDIN E. 2006. Characterization of phosphorus in sequential extracts from lake sediments using ³¹P nuclear magnetic resonance spectroscopy. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **63**: 1686-1699.
- REITZEL K., AHLGREN J., DEBRABANDERE H., WALDEBÄCK M., GOGOLL A., TRANVIK L. & RYDIN E. 2007. Degradation rates of organic phosphorus in lake sediments. *Biogeochemistry* **82**: 15-28.
- REYNOLDS C.S. 1994. The ecological basis for the successful biomanipulation of aquatic communities. *Arch. Hydrobiol.* **130**: 1-33.
- ROMERO-VIANA L., KEELY B.J., CAMACHO A., VICENTE E. & MIRACLE M.R. 2009. Photoautotrophic community changes in Lagunillo del Tejo (Spain) in response to lake level fluctuation: Two centuries of sedimentary pigment records. *Organic Geochemistry* **40**: 376-386.
- RYDIN E. 2000. Potentially mobile phosphorus in Lake Erken sediment. *Wat. Res.* **34**: 2037-2042.
- SARNELLE O. 1997. *Daphnia* effects on microzooplankton: comparisons of enclosure and whole-lake responses. *Ecology* **78**: 913-928.
- SARNELLE O. 1999. Zooplankton effects on vertical particle flux. Testable models and experimental results. *Limnol. Oceanogr.* **44**: 357-370.
- SANTSCHI P., HÖHENER P., BENOIT G., BUCHHOLTZ-TEN BRINK M. 1990. Chemical processes at the sediment-water interface. *Marine Chemistry* **30**: 269-315.

- SAS H. 1989. The relation between external P-loading and in-lake P-concentration (subsystem 1). [In]: SAS H. (ed.): Lake restoration by reduction of nutrient loading, expectations, experiences, extrapolations. *Academia-Verlag, Richarz, St. Augustin*, pp. 61-101.
- SCHALLENBERG M. & BURNS C.W. 1999. Does zooplankton affect seston size-structure and areal hypolimnetic oxygen depletion in lakes? *Arch. Hydrobiol.* **147**: 1-24.
- SCHARF W. 2004. Nahrungsnetzbewirtschaftung in Mittelgebirgstalsperren. Technische Universität Dresden, Dissertation, 123 S.
- SCHARF W. 2008. The use of nutrient reduction and food-web management to improve water quality in the deep stratifying Wupper Reservoir, Germany. *Hydrobiologia* **603**: 105-115.
- SCHEFFER M. 1989. Alternative stable states in eutrophic, shallow freshwater systems: a minimal model. *Hydrobiol. Bull.* **23**: 73-83.
- SCHINDLER D.W. 1998. Replication versus realism: the need for ecosystem-scale experiments. *Ecosystems* **1**: 323-334.
- SCHINDLER D.W., FEE E.J. & RUSZCZYŃSKI T. 1978. Phosphorus input and its consequences for phytoplankton standing crop and production in the Experimental Lake Area and in similar lakes. *J. Fish. Res. Board Can.* **35**: 190-196.
- SCHINK B. 1989. Mikrobielle Lebensgemeinschaften in Gewässersedimenten. *Naturwissenschaften* **76**: 364-372.
- SCHULZ S. & CONRAD R. 1995. Effect of algal deposition on acetate and methane concentrations in the profundal sediment of a deep lake (Lake Constance). *FEMS Microbiol. Ecol.* **16**: 251-260.
- SHAPIRO J. & WRIGHT D.I. 1984. Lake restoration by biomanipulation: Round Lake, Minnesota, the first two years. *Freshw. Biol.* **14**: 371-383.
- SHAPIRO J., LAMARRA V. & LYNCH M. 1975. BIOMANIPULATION: AN ECOSYSTEM APPROACH TO LAKE RESTORATION. [In]: BREZONIK P.L. & FOX J.L. [EDS]. PROC. SYMP. ON WATER QUALITY MANAGEMENT THROUGH BIOLOGICAL CONTROL. UNIVERSITY OF FLORIDA: 85-96.
- SIMON M., GROSSART H.-P., SCHWEITZER B. & PLOUG H. 2002. Microbial ecology of organic aggregates in aquatic ecosystems. *Aquat. Microb. Ecol.* **28**: 175-211.
- SINKE A.J.C., CORNELESE A.A., CAPPENBERG T.E. & ZEHNDER A.J.B. 1992. Seasonal variation in sulfate reduction and methanogenesis in peaty sediments of eutrophic Lake Loosdrecht, The Netherlands. *Biogeochemistry* **16**: 43-61.
- SMITH V.S. 2003. Eutrophication of freshwater and coastal marine ecosystems, a global problem. *Environ. Sci. Pollut. Res.* **10**: 126-139.
- SOMMER U. 1994. Planktologie. Springer Verlag, 274 SS.
- SONG J., LUO Y., ZHAO Q. & CHRISTI P. 2004. Microcosm studies on anaerobic phosphate flux and mineralization of lake sediment organic carbon. *J. Environ. Qual.* **33**: 2353-2356.
- STEPHENSON G.L., HAMILTON P., KAUSHIK N.K., ROBINSON J.B. & SOLOMON K.R. 1984. Spatial distribution of plankton in enclosures of 3 sizes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **41**: 1048-1054.
- STERNER R.W. 1989. The role of grazers in phytoplankton succession. [In]: SOMMER U. [ed.] Plankton ecology: Succession in plankton communities. Springer Verlag: 107-170.
- STEINER S. 2002. Dynamik und Energietransfer einer planktischen Crustaceengemeinschaft in Abhängigkeit von der Nahrungsgrundlage und den Planktivoren. – Technische Universität Dresden, Dissertation, 146 S.
- STRICKLAND J.V.D. & PARSONS T.R. 1972. A practical handbook of sea water analysis. *Bull. Fish. Res. Board Can.* **167**, 310 S.

- SUZUMURA M. & INGALL E.D. 2004. Distribution and dynamics of various forms of phosphorus in sea water: Insights from field observations in the Pacific Ocean and laboratory experiment. *Deep Sea Research I* **51**: 1113-1130.
- TAKAHASHI M., THOMAS W.H., SEIBERT D.L.R., BEERS J., KOELLER P. & PARSONS T.R. 1975. The replication of biological events in enclosed water columns. *Arch. Hydrobiol.* **76**: 5-23.
- TARTARI G. & BIASCI G. 1997. Trophic status and lake sedimentation fluxes. *Wat. Air Soil Pollut.* **99**: 523-531.
- TESSENOW U. 1979. Die Wechselwirkungen zwischen Sediment und Wasser in ihrer Bedeutung für den Nährstoffhaushalt von Seen. *Z. f. Wasser- Abwasserforsch.* **12**: 65-72.
- TEZUKA Y. 1989. The C:N:P ratio of phytoplankton determines the relative amounts of dissolved inorganic nitrogen and phosphorus released during aerobic decomposition. *Hydrobiologia* **173**: 55-62.
- TOERIE D.F. & HATTINGH W.H.J. 1969. Anaerobic digestion. I. The microbiology of anaerobic digestion. *Wat. Res.* **3**: 385-41.
- TÖRNBLÖM E. & RYDIN E. 1998. Bacterial and phosphorus dynamics in profundal Lake Erken sediments following the deposition of diatoms: a laboratory study. *Hydrobiologia* **364**: 55-63.
- URABE J. 1995. Direct and indirect effects of zooplankton on seston stoichiometry. *Ecoscience* **2**: 286-296.
- UTERMÖHL H. 1958. Zur Vervollkommung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitt. Int. Ver. Limnol.* **9**: 1-18.
- ÜHLINGER U. & BLOESCH J. 1987. The influence of crustacean zooplankton on the size structure of algal biomass and suspended and settling seston (Biomaniplulation in limnocorrals II). *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **72**: 473-486.
- VAN DIJK G.A. & VAN DONK E. 1991. Perspectives for submerged macrophytes in shallow lake restoration projects in the Netherlands. *Hydrobiol. Bull.* **24**: 125-131.
- VAN DONK E., GULATI R.D. & GRIMM M.P. 1989. Food web manipulation in Lake Zwemlust: Positive and negative effects during the first two years. *Hydrobiol. Bull.* **23**: 19-34.
- VAN DONK E., GULATI R.D., IEDEMA A. & MEULEMANS J.T. 1993. Macrophyte-related shifts in the nitrogen and phosphorus contents of the different trophic levels in a biomanipulated shallow lake. *Hydrobiologia* **251**: 19-26.
- VANNI M.J. & LAYNE C.D. 1997. Nutrient recycling and herbivory as mechanisms in the "top-down" effect of fish on algae in lakes. *Ecology* **78**: 21-40.
- VANNI M.J., LAYNE C.D. & ARNOTT S.E. 1997. „Top-down“ trophic interactions in lakes: Effects of fish on nutrient dynamics. *Ecology* **78**: 1-20.
- VERDUIN J. 1969. Critique of research methods involving plastic bags in aquatic environments. *Trans. Amer. Fish. Soc.* **2**: 335-336.
- DE VICENTE I., RUEDA F., CRUZ-PIZARRO L. & MORALES-BAQUERO R. 2008. Implications of seston settling on phosphorus dynamics in three reservoirs of contrasting trophic state. *Arch. Hydrobiol.* **170**: 263-272.
- VOLLENWEIDER R.A. 1976. Advances in defining critical loading levels for phosphorus in lake eutrophication. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* **33**: 53-83.
- VOLLENWEIDER R.A. & KEREKES J. 1982. Eutrophication of waters. Monitoring, assessment and control. OECD Cooperative programme on monitoring of inland waters (Eutrophication control), Environment Directorate, OECD, Paris, 154 S.

- VREDE T., ANDERSEN T. & HESSEN D.O. 1999. Phosphorus distribution in three crustacean species. *Limnol. Oceanogr.* **44**: 225—229.
- WATSON S. & MCCAULEY E. 1988. Contrasting patterns of net- and nanoplankton production biomass among lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **45**: 915-920.
- WELCH E. & COOKE G. 2006. Internal phosphorus loading in shallow lakes: Importance and control *Lake and Reservoir Management* **21**: 209-217.
- WINBERG G. G. 1971. Methods for the estimation of production of aquatic animals. Academic Press, London.
- WRIGHT D.I. & SHAPIRO J. 1984. Nutrient reduction by biomanipulation: a unexpected phenomenon and its possible cause. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **22**: 518-524.
- ZALEWSKI M., BREWIŃSKA B. & FRANKIEWICZ P. 1990. Fry communities as a biomanipulating tool in a temperate lowland reservoir. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* **33**: 763-774.
- ZEHNDER A.J.B. 1978. Ecology of methane formation. [In]: MITCHELL R. (ed.) *Water Pollution Microbiology*, Vol. **2**: 349-376.

8 Erklärung

Hiermit versichere ich, dass ich die vorliegende Arbeit ohne unzulässige Hilfe Dritter und ohne Benutzung anderer als der angegebenen Hilfsmittel angefertigt habe; die aus fremden Quellen direkt oder indirekt übernommenen Gedanken sind als diese kenntlich gemacht worden. Bei der Auswahl und Auswertung des Materials sowie bei der Herstellung des Manuskriptes habe ich Unterstützungsleistungen von folgenden Personen erhalten:

Alle Personen, die in sonstiger Form zur vorliegenden Arbeit beigetragen haben, werden in der Danksagung benannt.

Weitere Personen waren an der geistigen Herstellung der vorliegenden Arbeit nicht beteiligt. Insbesondere habe ich nicht die Hilfe eines oder mehrerer Promotionsberater(s) in Anspruch genommen. Dritte haben von mir weder unmittelbar noch mittelbar geldwerte Leistungen für Arbeiten erhalten, die im Zusammenhang mit dem Inhalt der vorgelegten Dissertation stehen.

Die Arbeit wurde bisher weder im Inland noch im Ausland in gleicher oder ähnlicher Form einer anderen Prüfungsbehörde zum Zwecke der Promotion vorgelegt.

Ich bestätige, dass ich die Promotionsordnung der Fakultät Forst-, Geo- und Hydrowissenschaften der TU Dresden anerkenne.

Dresden, 25.09.2010

Erklärung des Promovenden

Die Übereinstimmung dieses Exemplars mit dem Original der Dissertation zum Thema:

„Bedeutung von externen Nährstoffeinträgen und pelagischer Nahrungsnetzstruktur für die Sedimentation und Phosphorrücklösung aus den Sedimenten von Seen“

wird hiermit bestätigt.

Dresden, 28. März 2011